

CAREX FLAVA L. s.l. im Lichte der r-SELEKTION

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

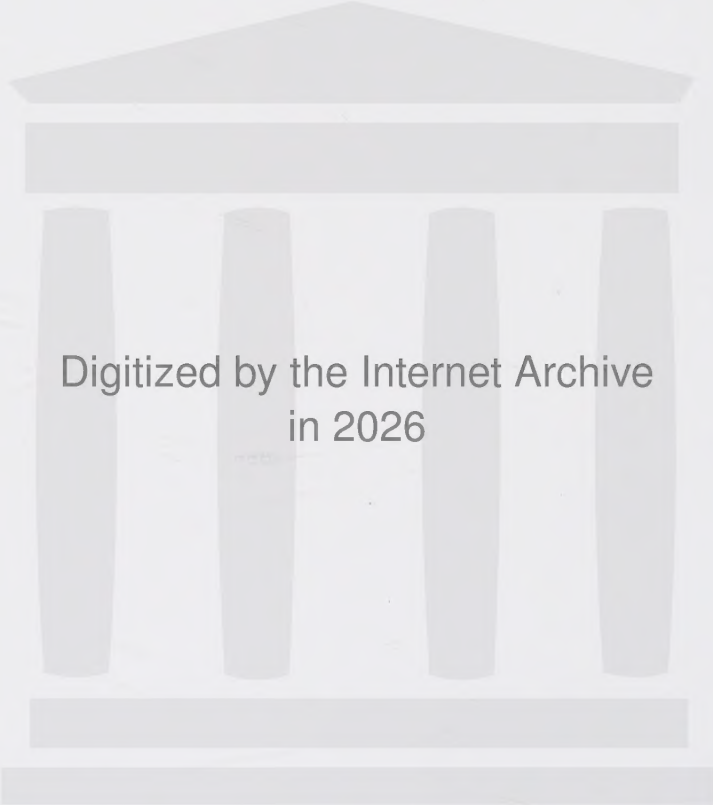
BERNHARD WALTER SCHMID
von Muttenz BL und Schaffhausen

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. C. D. K. Cook



Juris Druck + Verlag Zürich

1980



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CAREX FLAVA L. s.l. im Lichte der r-SELEKTION

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

BERNHARD WALTER SCHMID
von Muttenz BL und Schaffhausen

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. C. D. K. Cook



Juris Druck + Verlag Zürich
1980

CAREX FLAVA L. s.l. im Lichte der 4-SELFEKTION

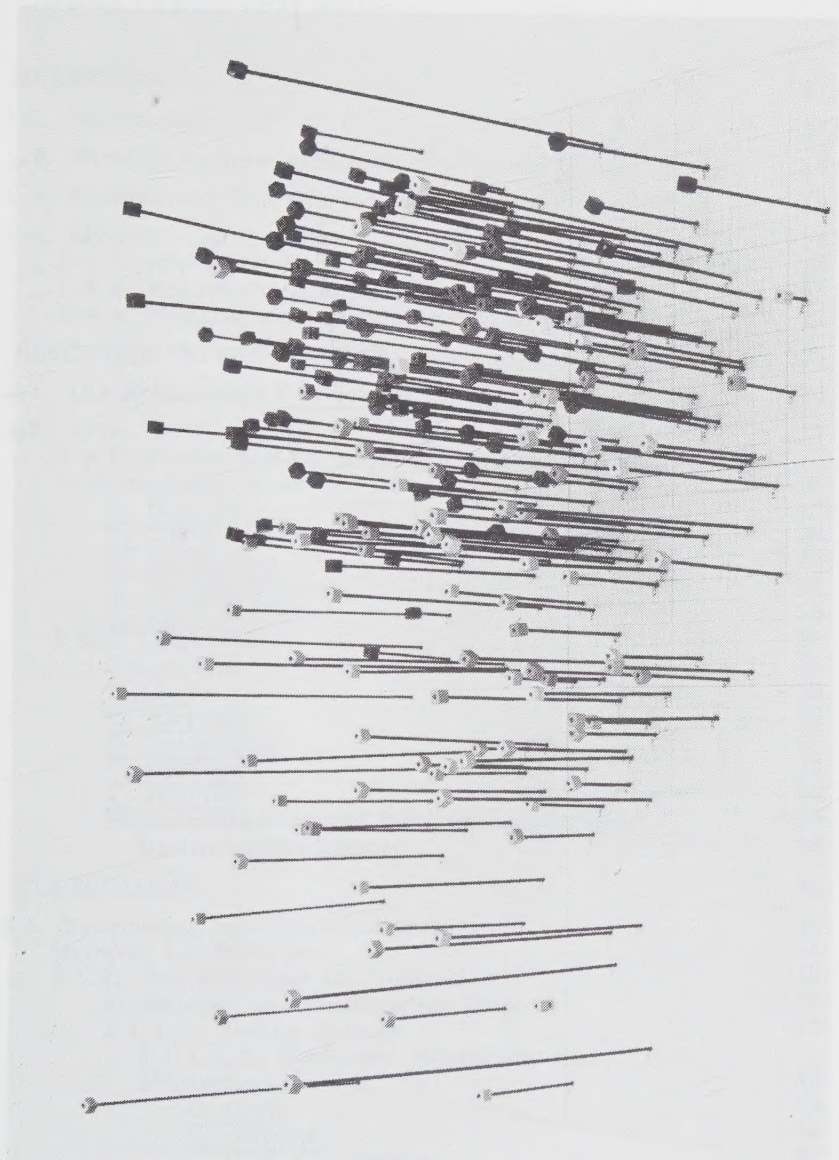
ausgewählte Abbildungen
der Ergebnisse der Untersuchungen
über die Wirkung von Licht auf die
Entwicklung der Pflanzen

VERLAG VON
J. B. METZGER



Abbildung der Pflanze im Lichte der

ISBN 3 260 04803 0



Raummodell einer Hauptkomponenten-Faktoranalyse für Individuen der C. flava s.l. (vgl. Abb. 5.1.1., S. 192)

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG	11
1.1. Allgemeines	11
1.2. Wichtige frühere Arbeiten	13
1.3. Rahmen und Ziel der vorliegenden Arbeit	14
1.4. Material und Methoden	16
1.4.1. Natürliche Standorte	16
1.4.2. Kultivierte Pflanzen	17
1.4.3. Statistik und numerische Taxonomie	17
II. BESCHREIBUNG DER ARTEN	25
2.1. Die Artengruppe <u>C. flava</u> L. s.l.	25
2.2. Arten der <u>C. flava</u> s.l.	27
2.2.1. Namen und Verbreitung der in der Schweiz vorkommenden Arten	27
<u>C. flava</u> L.	27
<u>C. "flavella"</u> sensu Podlech & Patzke (1960)	27
<u>C. lepidocarpa</u> Tausch	27
<u>C. demissa</u> Hornem.	27
<u>C. serotina</u> Méral	28
2.2.2. Diagnosen	28
Abgrenzung der Arten	28
<u>C. flava</u>	30
<u>C. "flavella"</u>	30
<u>C. lepidocarpa</u>	31
<u>C. demissa</u>	32
<u>C. serotina</u>	33
Zusammenfassung und Bestimmungsschlüssel	36
Bestimmungsschlüssel	36
III. PHAENOLOGIE	41
3.1. Entwicklung von Einzelsprossen	41
Material und Methoden	41
3.1.1. Beobachtungen im "Neuweierh"	42
Auswertung der gesammelten Daten	42
3.1.1.1. Fertile Sprosse	43
3.1.1.1.1. Blatt- und Stengelwachstum,	
Blühzustand	43
<u>C. flava</u>	43
<u>C. serotina</u>	45
<u>C. flava x C. serotina</u>	48
3.1.1.1.2. Entwicklung und Absterben der	
Blätter, Absterben der Sprosse	49
<u>C. flava</u>	49
<u>C. serotina</u>	52
<u>C. flava x C. serotina</u>	52
3.1.1.2. Vegetative Sprosse	52
3.1.1.2.1. Blattwachstum	53

<u>C. flava</u>	53
<u>C. serotina</u>	53
3.1.1.2.2. Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse	53
<u>C. flava</u>	53
<u>C. serotina</u>	53
Vergleich fertile Sprosse - vegetative Sprosse	53
3.1.2. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen	57
Zusammenfassung	61
3.2. Blütenbiologie	63
Material und Methoden	63
3.2.1. Entwicklung des Blütenstandes	65
3.2.2. Aktivität männlicher Aehrchen im Tagesablauf	65
3.2.3. Lebensdauer von Narben und Pollen	67
3.2.4. Samenansatz	67
3.2.5. Apomixis	68
3.2.6. Selbstbestäubung	69
3.2.7. Fremdbestäubung	69
Zusammenfassung	71
3.3. Verbreitung der Diasporen	73
Material und Methoden	73
3.3.1. Art der Vermehrung	73
3.3.2. Physikalische Dispersionsmechanismen	74
Selbstverbreitung	74
Wind	74
Wasser	75
3.3.3. Biologische Dispersionsmechanismen	75
3.3.3.1. Epizoochorie	75
Mensch (und Wild)	75
Insekten (und andere niedere Tiere)	76
3.3.3.2. Endozoochorie	76
Zusammenfassung	78
3.4. Keimung	80
Material und Methoden	80
3.4.1. Keimruhe	80
Exkurs: Embryologische Befunde	83
Material und Methoden	83
Anatomie	83
"Histochemie"	86
3.4.2. Dauer der Keimfähigkeit	87
3.4.3. Einfluss von Wasser, Licht und Temperatur	87
Wasser	87
Licht	89
Temperatur	90
3.4.4. Keimraten	92
Samen von natürlichen Standorten	92
Samen aus Selbstbestäubungen und Kreuzungen	97
Zusammenfassung	97
3.5. Keimling	100
Material und Methoden	100

3.5.1. Morphologie	101
3.5.2. Entwicklung	105
3.5.2.1. Blattwachstum, Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse bei Keimlingen im "Neuweierher"	105
<u>C. flava</u>	105
<u>C. serotina</u>	105
3.5.2.2. Stockentwicklung	108
Zusammenfassung	112
3.6. Populationsentwicklung	113
Material und Methoden	113
3.6.1. Beobachtungen im "Neuweierher"	114
Messungen in den Stichprobenquadraten	114
3.6.1.1. Jahreszeitliche Aenderungen der Spross-dichten in den Stichprobenquadraten	114
<u>C. flava</u>	114
<u>C. serotina</u>	117
3.6.1.2. Höhenverteilung der Sprosse in den Stichprobenquadraten	117
<u>C. flava</u>	118
<u>C. serotina</u>	120
3.6.2. Beobachtungen an den andern Standorten in der Schweiz	120
3.6.3. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen	123
Stockentwicklung	123
Produktion fertiler Sprosse	126
Zusammenfassung	126
3.7. Feinde und Parasiten	129
3.7.1. Verbiss	129
3.7.2. Parasiten	129
Zusammenfassung	130
IV. OEKOLOGIE	131
4.1. Beschreibung der Standorte	131
4.2. Oekologische Bedingungen der Arten	148
4.2.1. Floristische Zusammensetzung der Standorte	148
Material und Methoden	148
Gruppierung der Standorte	149
4.2.2. Oekologische Spektren der Arten	151
Material und Methoden	151
Gruppierung der Standorte	152
Unterschiede zwischen den Arten	155
Abhängigkeit von Standortsfaktoren	158
Zusammenfassung	162
4.3. <u>C. flava</u> und <u>C. serotina</u> im "Neuweierher"	163
4.3.1. Gesellschaften	163
Material und Methoden	163
Diskussion	163
4.3.2. Vitalität und Standort	166
Material und Methoden	166

4.3.2.1. Beschreibung der Stichprobenorte	166
4.3.2.2. Standortsbedürfnisse von <u>C. flava</u>	169
Wasser	169
Licht	169
Tritt und Bodenverdichtung	170
Begleiter	170
4.3.2.3. Standortsbedürfnisse von <u>C. serotina</u>	170
Wasser	170
Licht	170
Tritt und Bodenverdichtung	170
Begleiter	171
Zusammenfassung	172
4.3.3. Sukzession	173
Material und Methoden	173
<u>C. flava</u>	174
<u>C. serotina</u>	174
<u>C. flava x C. serotina</u>	178
Zusammenfassung	178
V. VARIABILITAET	181
5.1. Morphologie und Anatomie	181
Einleitung	181
Terminologie	182
5.1.1. Variabilität am natürlichen Standort	184
Material und Methoden	184
5.1.1.1. Morphologie fertiler Sprosse	184
Material und Methoden	184
5.1.1.1.1. Erste Voruntersuchung	188
5.1.1.1.2. Zweite Voruntersuchung	191
Faktoranalyse	191
Clusteranalyse	191
Diskriminanzanalyse	193
Konsequenzen	193
5.1.1.1.3. Hauptuntersuchung	194
A. Variabilität über die ganze Artengruppe	194
B. Einzelmerkmale: Art- und Altersunterschiede	196
Material und Methoden	196
Resultate-Ueberblick	196
Diskussion	198
Beispiele	206
C. Einzelmerkmale: Populationsunterschiede	208
<u>C. flava</u>	210
<u>C. "flavella"</u>	210
<u>C. lepidocarpa</u>	211
<u>C. demissa</u>	212
<u>C. serotina</u>	212
Zusammenfassung (A. - C.)	213
Exkurs: Clinale Differenzierung	215
D. Merkmalskomplexe	216
Material und Methoden	216
Streudiagramme	217
Faktoranalyse	218

E. "Objektive" Klassifikation	224
Material und Methoden	224
Resultate	225
F. "Subjektive" Klassifikation	231
Material und Methoden	231
Resultate	232
5.1.1.2. Morphologie vegetativer Sprosse	235
Material und Methoden	235
Resultate	235
5.1.1.3. Anatomie fertiler Sprosse	238
Material und Methoden	238
Einzelmerkmale	239
Merkmalskomplexe	248
"Objektive" Klassifikation	248
"Subjektive" Klassifikation	249
Zusammenfassung	249
5.1.1.4. Korrelation Morphologie - Anatomie	252
Zusammenfassung	253
5.1.2. Variabilität in Kultur	254
Material und Methoden	254
5.1.2.1. Einzelmerkmale	255
Artunterschiede	255
Populationsunterschiede	257
Unterschiede Kultur - natürlicher Standort	261
5.1.2.2. Merkmalskomplexe	263
5.1.2.3. Klassifikation	265
"Objektive" Klassifikation	265
"Subjektive" Klassifikation	266
Zusammenfassung	268
5.1.3. Verpflanzungsexperimente in der Natur	269
Material und Methoden	269
5.1.3.1. Feldbuchnotizen	269
5.1.3.2. Variabilität verpflanzter Sprosse	269
Material und Methoden	269
<u>C. flava/C. "flavella"</u>	269
<u>C. lepidocarpa</u> und <u>C. serotina</u>	271
Zusammenfassung	271
5.2. Karyologie	275
Uebersicht über frühere Arbeiten	275
Material und Methoden	276
5.2.1. Allgemeine Beobachtungen	278
5.2.2. <u>C. flava</u>	280
5.2.3. <u>C. "flavella"</u>	291
5.2.4. <u>C. lepidocarpa</u>	291
5.2.5. <u>C. demissa</u>	294
5.2.6. <u>C. serotina</u>	297
Abnormitäten in der Meiose von <u>C. serotina</u>	299
Vergleich mit früheren Arbeiten	303
Zusammenfassung	307

VI. HYBRIDISIERUNG	309
6.1. Bastarde und Rückkreuzungen aus der Natur	309
Material und Methoden	309
6.1.1. Hybridisierung an natürlichen Standorten	309
Verbreitung von F1-Bastarden und Rückkreuzungen	309
Wirksamkeit der Isolation	310
Isolation zwischen <u>C. flava</u> s.l. und andern Arten der	
<u>C.-Sektion Extensae</u>	313
6.1.2. Morphologie	314
Allgemeine Kennzeichen von Hybriden	314
<u>C. flava</u> x <u>C. demissa</u>	315
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u>	315
<u>C. lepidocarpa</u> x <u>C. serotina</u>	319
Die Situation an Standorten mit <u>C. flava</u> -, <u>C. lepidocarpa</u> - und <u>C. serotina</u> -Einfluss	320
Zusammenfassung	322
6.1.3. Karyologie	323
Zusammenfassung	329
6.1.4. Fertilität	329
6.1.4.1. Samenansatz	330
6.1.4.2. Pollenfertilität	335
Material und Methoden	335
Ergebnisse	336
Zusammenfassung	340
6.2. Experimentelle Hybride	343
Material und Methoden	343
6.2.1. Samenansatz in Kreuzungsversuchen	343
6.2.2. Entwicklung der experimentellen Hybriden	346
Schlussdiskussion: r-Selektion und Rassenbildung bei <u>C. flava</u> s.l.	347
Zusammenfassung	351
Literaturverzeichnis	355

I. Einleitung

1.1. ALLGEMEINES

Die Seggen (Carex) sind eine der artenreichsten nicht-apomiktischen Pflanzengattungen der Welt. Auf nassen und feuchten Böden der nördlichen gemässigten und in der arktischen Klimazone sind keine Pflanzen häufiger als Seggen. Hier kommt ihnen eine entscheidende ökologische Bedeutung zu: Carex-Arten gehören zu den wichtigsten Bodenbildnern und spielen auch eine Rolle als Produzenten im Oekosystem. Vögel leben von ihren Früchten, Blätter werden z.B. von Rotwild und Kaninchen gefressen (Steyrermark (1963)).

Der wirtschaftliche Nutzen der Carex-Arten ist heute gering. Dies erklärt wohl, warum die Gattung, an ihrem Artenreichtum gemessen, in der botanischen Literatur untervertreten ist. In anderer Hinsicht steht sie nämlich durchaus einmalig da im Pflanzenreich: Sie zeichnet sich durch Aneuploidie und eine spezielle Pollenkornentwicklung aus.

Ich begann mich in der Mittelschule für Carex zu interessieren. Die Vorliebe für einen bestimmten Nassstandort, den "Neuweiher" bei Kreuzlingen (Kt. Thurgau), brachte es mit sich, dass ich mich auch mit der schwierigen Artengruppe C. flava L. s.l. konfrontiert sah. Ich wählte daher als Thema meiner Diplomarbeit "Untersuchungen an der Segge Carex flava L.

s.l. im "Neuweier" bei Kreuzlingen". Die Ergebnisse zeigten, dass es sich lohnen müsste, die Artengruppe weiter zu untersuchen. Dies ist nun mit der vorliegenden Arbeit unternommen worden.

Das Zustandekommen dieser Dissertation haben vor allem zwei meiner Lehrer gefördert. Dr. P. Zimmermann führte mich in die Denkart und Methodik des wissenschaftlichen Forschens ein. Durch die sehr individuelle Unterstützung, die er mir bei der Durchführung einer pflanzensoziologischen Arbeit am Lehrerseminar in Kreuzlingen geben konnte, gewann er mich für die systematische Botanik. Er hat mir auch bei der späteren Arbeit im "Neuweier" stets mit Auskünften zur Verfügung gestanden. Vor allem aber gebührt mein Dank Prof. Dr. C.D.K. Cook, Direktor des Instituts für systematische Botanik der Universität Zürich, der diese Arbeit leitete. Unter seinem Einfluss wechselte ich von der Pflanzensoziologie zur Biosystematik. Sein Interesse an meinen Untersuchungen half entscheidend mit, dass ich die Motivation nie verlor, und beschleunigte zudem den Abschluss.

Meinen Kollegen am Institut danke ich für alle wertvollen Informationen und Anregungen. Speziell danken möchte ich dabei Dr. J. Schneller; er gab mir viele Ratschläge, führte mich in die Karyologie ein und las auch die entsprechenden Kapitel (5.2., 6.1.3.) durch. Mit dipl. nat. B. Bressoud, der als Gast an unserm Institut während eines Jahres mit *Carex*-Arten der Sektion *Acutae* Fr. arbeitete, hatte ich die Gelegenheit, viele interessante Diskussionen zu führen.

Bei der Wahl der Standorte konnte ich mich auf sehr präzise Angaben und Herbarmaterial von Dr. h.c. H. Seitter, Sargans, und Dr. h.c. R. Sutter, Bern, verlassen. Dr. E. Urmi von unserm Institut zeigte mir den Standort in Rammingen bei Ulm.

PD Dr. B. Eller, dipl. nat. R. Glättli und dipl. nat. P. Frischknecht, Institut für Pflanzenbiologie der Universität Zürich, danke ich für technische Hilfe beim Betrieb von Klimakammern. Bei der Analyse von Bodenproben waren mir dipl. nat. P. Voser von unserm Institut und dipl. nat. O. Anner vom Institut für Pflanzenbiologie behilflich.

Dipl. nat. W. Krähenbühl, Institut für systematische Botanik, überliess mir grosszügigerweise seine Zeichnungen von *C. flava* s.l.-Embryonen, die er geschnitten hatte, und half mir bei der Interpretation der Präparate. A. Zuppiger, Institut für systematische Botanik, danke ich für fotografische Aufnahmen des Faktoranalysen-Raummodelles (Kap. 5.1.).

Besonderen Dank schulde ich E. Sturzenegger, Rehetobel. Er stellte drei Enten für einen Fütterungsversuch zur Verfügung und nahm mir auch die Durchführung desselben ab. Für die Bestimmung der Larven und Imagines von *Wachtliella riparia* Winnertz danke ich Dr. K.M. Harris, Commonwealth Institute of Entomology (London).

Als gänzlicher Autodidakt auf dem Gebiete der numerischen Taxonomie bin ich dipl. math. W. Stahel von der ETH-Zürich und Dr. G. Bächli vom zoologischen Museum der Universität Zürich für anregende Gespräche zu Dank verpflichtet. Dem Rechenzentrum der Universität Zürich (RZU) danke

ich für die grosszügigen Möglichkeiten zur Benützung des Computers und die Ablochung eines Teils meiner Daten. Unschätzbare Hilfe liess mir Dr. P. Vollenweider vom RZU zukommen, insbesondere bei Problemen mit der Statistik-Software.

Meine Brüder M. Schmid, Affeltrangen, und Dr. Ch. Schmid, Zürich, liessen mehrere Kapitel des Manuskriptes durch und halfen mir entscheidend, bestimmte Sachverhalte klarer zu formulieren. Ch. begleitete mich auch auf mehreren Exkursionen an die Standorte.

Die grösste Hilfe bei der ganzen Arbeit leistete meine Frau. Sie begleitete mich auf vielen Exkursionen an die Standorte, fertigte einen Teil der karyologischen Präparate an, machte Messungen an Pollenkörnern und bestimmte die Samenansätze mehrerer Pflanzen. Daneben danke ich ihr vor allem für das Abschreiben dieser Arbeit.

1.2. WICHTIGE FRUEHERE ARBEITEN

Die Monographie von Kükenenthal (1909) ist weltweit auch heute noch das Standardwerk für jeden, der sich mit Carex-Arten beschäftigen will. Biosystematische Arbeiten über einzelne Verwandtschaftsgruppen wurden erst wenige durchgeführt. Sie sind in Tabelle 1.2.1. zusammengefasst:

Tabelle 1.2.1.: Biosystematische Arbeiten in der Gattung Carex

Autor	Jahr	Verwandtschaftsgruppe
Davies	1953 a, b, 1955, 1956 b	<u>C. flava</u> s.l.
Taylor	1956	<u>C. flacca</u> Schreb.
Dietrich	1967	<u>C.-Sektion Frigidae</u> Fr.
Faulkner	1970, 1972, 1973	<u>C.-Sektion Acutae</u>
Shepherd	1975	<u>C.-Sektion Vesicariae</u> Tuckerm.
Reznicek	1978	<u>C.-Sektion Stellulatae</u> Kunth

Erst in jüngster Zeit befassten sich auch einige Forscher mit demökologischen Aspekten bestimmter Seggenarten. Ich möchte speziell die Arbeiten

von Bernard (1975, 1977) und Handel (1976, 1978) erwähnen. Auf die karyologische Literatur gehe ich in Kapitel 5.2. ein.

Schon einige Autoren haben versucht, die Formenvielfalt von C. flava s.l. zu beschreiben. Eine Gliederung auf Grund der Morphologie versuchten ausser Kükenthal (1909) auch Wiinstedt (1936, 1945, 1947), Senay (1950-51) und Palmgren (1959, 1966). Die ausführlichsten Arbeiten stammen aber von Davies (1953 a, b, 1955, 1956 b), die sich auch experimentell und karyologisch mit der Gruppe befasste. In letzter Zeit unternahmen Crétin & Bisdault (1974) einen neuen Anlauf, die Gruppe biosystematisch und numerisch-taxonomisch zu bearbeiten, gaben jedoch ihr Vorhaben später wieder auf.

1.3. RAHMEN UND ZIEL DER VORLIEGENDEN ARBEIT

Die unter C. flava s.l. zusammengefassten Arten bastardieren oft miteinander in der Natur. Die dabei entstehenden F1-Hybride setzen keine Samen an, produzieren jedoch gelegentlich einige gute Pollenkörner. Als Folge davon ist echte Introgression möglich. An gewissen Standorten findet man ganze Horden von rückgekreuzten Pflanzen. Diese Umstände machen es unmöglich, bei C. flava s.l. den biologischen Artbegriff im Sinne Mayrs (1963) anzuwenden. Es ist ein dynamisches Artengefüge, dessen Genpool etwa einem System von miteinander allseitig in Verbindung stehenden Kammern vergleichbar ist.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, die Variabilität von C. flava s.l. zu beschreiben und zu verstehen versuchen. Ich stellte mir dazu zwei zentrale Fragen: Welcher Anteil der Variabilität ist genetisch bedingt, welcher umweltbedingt? Existieren in der Gruppe Arten, die unabhängig voneinander variieren; oder anders gesagt: welches Ausmass erreicht der Genfluss zwischen solchen Arten?

Als Rahmen der biosystematischen Untersuchungen wählte ich das geogra-

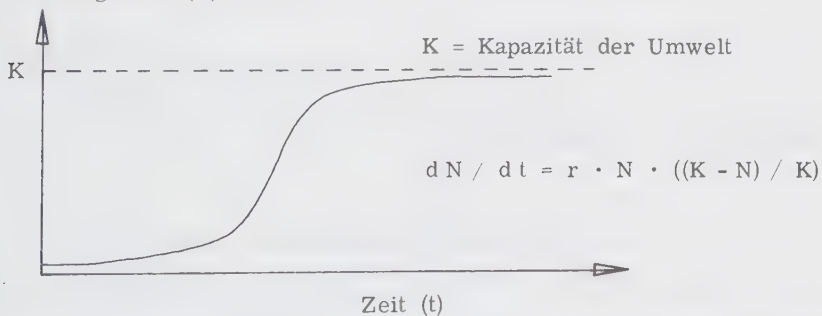
phische Gebiet der Schweiz. Dadurch war es möglich, die fünf Taxa C. flava L., C. "flavella" sensu Podlech & Patzke (1960) ¹, C. lepidocarpa Tausch, C. demissa Hornem. und C. serotina Mérat zu berücksichtigen. Die Schwerpunkte setzte ich in der Beschreibung der phänologischen, ökologischen, morphologischen und karyologischen Aspekte der Artengruppe.

Bei der Analyse meiner gewonnenen Daten stellte sich immer mehr heraus, dass die Rassenbildung bei C. flava s.l. am besten unter dem Begriff r-Selektion zusammengefasst werden kann. Das Phänomen r-Strategie war der Kristallisationskeim für das Gesamtverständnis des vorliegenden Themenkreises. Ich möchte darum, wie aus dem Titel hervorgeht, mit der vorliegenden Arbeit in erster Linie ein praktisches Beispiel zur Theorie der K- und r-Selektion geben.

Eine gute Erklärung der Begriffe K- und r-Strategie ist bei Wilson & Bossert (1973) zu finden. Populationswachstum kann beschrieben werden mit der logistischen Gleichung (vgl. Abb. 1.3.1.).

Abbildung 1.3.1.: Logistische Wachstumskurve einer Population

Populationsgrösse (N)



r-Strategen sind solche, die sich auf eine grosse Wachstumsrate (r) spezialisiert haben. K-Strategen dagegen zeichnen sich durch einen hohen Kapazitätswert (K) aus, den sie dank ihrer Konkurrenzfähigkeit erreichen und halten können.

¹ Die Anführungszeichen bei C. "flavella" setze ich darum, weil der Name meiner Ansicht nach falsch ist, aber aus praktischen Gründen in dieser Arbeit dem korrekten, C. flava L. var. alpina Kneucker, vorzuziehen ist.

Nun muss ich noch eine Erklärung zur Gliederung der Arbeit beifügen. Als wichtigste Einheit sind die Kapitel (mit zwei Zahlen bezeichnet, z.B. 3.5.) zu betrachten. Die Numerierung von Abbildungen und Tabellen erfolgt nach den Nummern der Kapitel. Die Kapitel sind in sieben Ueberkapiteln (mit einer Zahl bezeichnet, z.B. 3.) zusammengefasst.

Die Reihenfolge der Ueberkapitel mag ungewohnt erscheinen. Ich behandle die ökologischen Aspekte vor den rein taxonomischen, weil Kenntnisse über Lebenszyklus und Standortsansprüche Voraussetzung für das Verständnis morphologischer und karyologischer Variabilität sind. Damit man sich aber von Beginn weg eine Vorstellung machen kann, wovon gesprochen wird, setze ich an den Anfang eine zusammenfassende Beschreibung der untersuchten Arten (Ueberkapitel 2.).

1.4. MATERIAL UND METHODEN

Normalerweise werden Material und Methoden zu Beginn jedes Kapitels erwähnt. Die Herkunft der Pflanzen und die allgemeinen Methoden der Auswertung sind im folgenden erwähnt.

1.4.1. Natürliche Standorte

Eine vollständige Liste und Beschreibung der natürlichen Standorte wird in Kapitel 4.1. gegeben. Alle Untersuchungen beziehen sich vorwiegend auf die 37 in Abbildung 1.4.1. dargestellten Standorte von C. flava s.l. Besondere Bedeutung kommt den Standorten "Kreuzlingen 1" und "2" zu. Es handelt sich um den "Neuweiher", in dem ich die Diplomarbeit in den Jahren 1975/76 durchführte. Im "Neuweiher" selbst legte ich 19 Unter-Standorte (Stichprobenorte) fest. Sie werden im Unterkapitel 4.3.2. beschrieben.

1.4.2. Kultivierte Pflanzen

An den natürlichen Standorten grub ich Pflanzen aus und sammelte Samen. Die Pflanzen versetzte ich in der ersten Jahreshälfte 1978 in Töpfe von 12 cm Durchmesser mit lehmig-sandiger Landerde. Sie werden seither im Freien im Botanischen Garten der Universität Zürich kultiviert. Beim Verpflanzen wusch ich anhaftendes Erdreich so gut als möglich vom Wurzelstock ab, um für alle Stöcke gleiche edaphische Bedingungen zu erhalten. Ich achtete stets darauf, dass ich Sprosse von nur einem Individuum in einen Topf brachte. Später zeigte sich allerdings, dass in vereinzelt Fällen ein vermeintlicher Horst auch aus mindestens zwei Individuen zusammengesetzt sein kann. Es besteht somit in dieser Hinsicht eine nicht zu vermeidende kleine Unsicherheit. Während der Vegetationsperiode 1978 entfernte ich mehrmals in allen Töpfen sämtliches abgestorbene Material, um eine bessere Entwicklung der Stöcke zu gewährleisten. Nachher konnte ich darauf verzichten. Nur sehr wenig Pflanzen gingen in Kultur ein. Allgemein bedürfen sie minimaler Pflege, solange kein Unkraut auftritt. Die Pflanzen in Kultur wachsen zwar nie sehr üppig, entwickeln sich aber im übrigen durchaus normal. Eine Liste aller eingetopften Pflanzen habe ich in Tabelle 1.4.1. zusammengestellt.

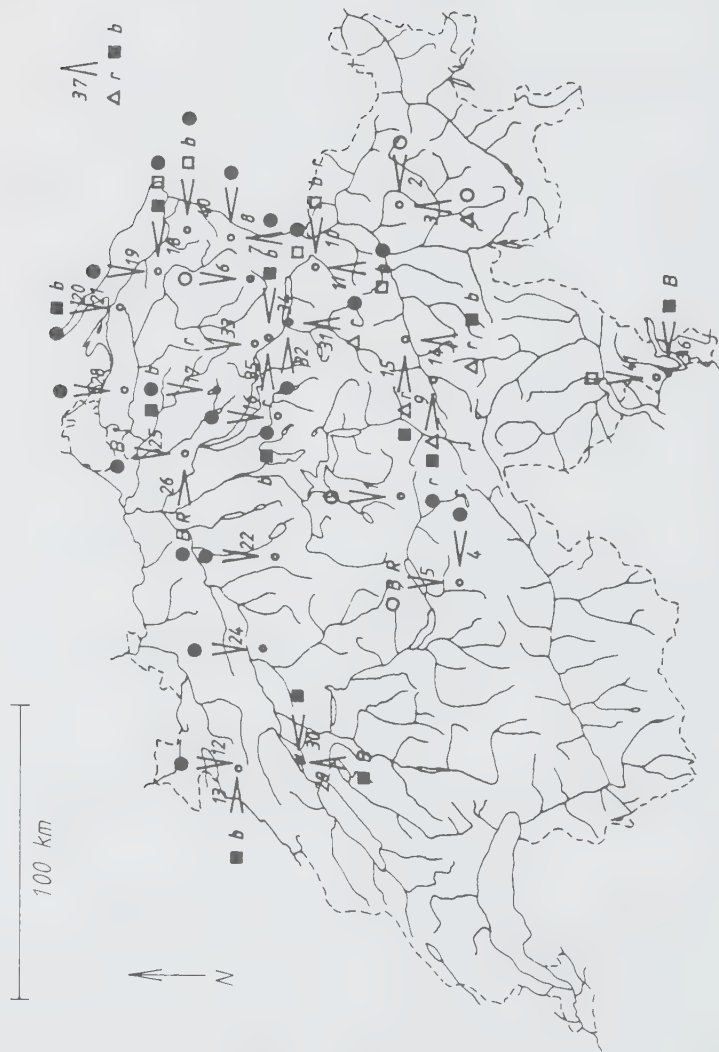
Keimlinge züchtete ich in verschieden grossen Töpfen und auf verschiedenen Substraten. In der Regel brachte ich sie in der Klimakammer zum Keimen, stellte sie dann für einige Wochen ins Kalthaus und anschliessend in den Versuchsgarten. Abgestorbenes Material entfernte ich nie. Auf die Wiedergabe einer Liste der kultivierten Keimlinge verzichte ich.

1.4.3. Statistik und numerische Taxonomie

Es gibt wenige Disziplinen in der Biologie, die von mathematischen Methoden so vielseitig profitieren können wie die Biosystematik. Meist fehlt jedoch dem Biosystematiker der Zugang dazu. Ich fand ihn vor allem durch Bücher und im Gespräch mit Benützern entsprechender Verfahren in andern Fachbereichen.

Einen kleinen Teil der Auswertungen machte ich auf Taschenrechnern; alle

Abbildung 1.4.1.: Geographische Lage der C. flava s.l. -Standorte



Erklärungen zu Abbildung 1.4.1.:

Jeder Pfeil ($\rhd$) gibt an, welche Arten am betreffenden Standort vorkommen.

Symbole für die Arten:

- = C. flava
- = C. "flavella"
- △ = C. lepidocarpa
- = C. demissa
- = C. serotina
- b = F1-Bastard zwischen zwei Arten der C. flava s.l.
- B = F1-Bastard einer Art der C. flava s.l. mit einer Nicht-C. flava s.l. -Art
- r = Rückkreuzung einer C. flava s.l. -Art mit einem b
- R = Rückkreuzung einer C. flava s.l. -Art mit einem B

Standorte:

Nr. in der Abb.	Standortsbezeichnung	Höhe ü. Meer (m)	Nr. in der Abb.	Standortsbezeichnung	Höhe ü. Meer (m)
1	Kerns	1910	18	Amriswil 1	515
2	Peist 1	1920	19	Amriswil 2	515
3	Peist 2	1910	20	Kreuzlingen 1	500
4	Lauterbrunnen 1	1500	21	Kreuzlingen 2	500
5	Lauterbrunnen 2	1525	22	Schötz	500
6	Alt-St. -Johann	1310	24	Burgäschi	465
7	Rüte 1	1160	25	Zürich	440
8	Rüte 2	1110	26	Regensdorf	440
9	Disentis	1040	28	Nussbaumen	435
10	Mels 1	1030	29	Erlach 1	430
11	Mels 2	1040	30	Erlach 2	430
12	Saignelégier 1	1000	31	Filzbach 1	420
13	Saignelégier 2	1000	32	Filzbach 2	420
40	Rehetobel	1010	33	Kaltbrunn	410
14	Breil 1	800	34	Benken 1	405
15	Breil 2	800	35	Benken 2	405
16	Menzingen	800	36	Caslano	285
41	Novaggio	735	37 ¹	Rammingen	455
17	Wetzikon	535			

¹ Standort liegt nördlich ausserhalb der Karte bei Ulm (Deutschland).

Tabelle 1.4.1.: In Töpfen kultivierte C. flava s.l.-Stücke

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art ¹	Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art
Kerns	1	fla	Rüte 2	1	flav
	2	"		2	"
	3	"		3	"
	4	"		4	"
	5	"		5	"
Peist 2				6	"
	1	lepi		7	"
	2	"	Disentis	1	lepi
	3	"		3	lepi x (? x ?)
	4	"		4	lepi
	5	"		5	"
	6	"		6	sero
	7	"		7	lepi x (? x ?)
	11	fla	Mels 1	1	flav
	12	"		2	"
	13	lepi		3	"
	14	fla		4	demi x (flav x demi) ²
	15	lepi		5	flav
	16	fla		6	demi
Lauterbrunnen 1	2	flav x (lepi x ?)	Mels 2	7	"
	4	"		1	demi
	5	"		2	"
	6	flav		3	"
Lauterbrunnen 2	1	fla x (dist x fla) ³		4	"
	2	fla		5	"
	3	"		*1	flav x demi
	4	"		*2	"
	5	"		*3	"
	6	"		*4	"
	7	"		*5	"
Lauterbrunnen 3	1	fla		*6	"
	2	"		*7	demi
	3	"	Saignelégier 1	1	flav
	4	"		2	"
	5	"		3	"
	6	"		4	"
Alt-St. -Johann	1	fla		5	"
	2	"		6	"
	3	"		7	"
	4	"			
	5	"			
	6	"			

Anmerkungen am Tabellenende

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art	Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art
Saignelégier 2	1	sero		7	sero
	2	"		8	flav
	3	"		9	sero
	4	"	Amriswil 2	1	flav
	5	"		2	"
	6	flav x sero		3	"
	7	sero		4	"
Rehetobel	1	demi		5	"
	2	"		6	"
	3	"		7	"
	4	"	Kreuzlingen 1	1	flav
	5	"		2	"
	6	"		3	"
	7	"		4	flav x (flav x sero) 2
Breil 1	1	lepi x (flav x ?)		5	flav
	2	lepi		6	"
	3	lepi x (flav x ?)		7	"
	4	lepi	Kreuzlingen 2	1	sero
	5	"		2	"
	6	lepi x (flav x ?)		3	"
	7	sero		4	"
Breil 2	8	lepi x (flav x ?)		5	"
	1	lepi x (sero x ?)		6	"
	2	lepi		7	"
	3	sero		f2	"
	4	lepi x (sero x ?)		f3	"
	5	"	Kreuzlingen	*f1	flav x sero
	6	sero		*4	"
	7	lepi		*5	flav
	R1	"		*6	flav x sero
	R2	"		*7	"
	R3	"		*8	"
Menzingen	2	flav		*9	"
	3	"		*10	"
	4	"		*11	"
	5	"		*12	"
Novaggio	1	demi	Schötz	1	flav
	2	"		2	"
	3	"		3	"
Wetzikon	1	sero		4	"
	2	"		5	"
	3	"		6	"
	4	"		7	"
	5	flav	Anmerkungen am Tabellenende		
	6	sero			

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art	Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art
Burgäschi	1	flav	Filzbach 2	6	flav x (flav x lepi)
	2	"		7	lepi
	3	"		1	flav
	4	"		4	"
	5	"		6	"
	6	"		7	"
	7	"	Kaltbrunn	1	flav x (flav x ?) ²
Zürich	1	flav		2	"
	2	"		3	"
	3	"		6	"
	4	"	Benken 1	1	sero
	5	"		2	"
	6	"		3	"
	7	"		4	"
	8	"		5	"
Regensdorf	1	flav		6	"
	2	"		*1	flav x sero
	3	"		*2	"
	4	"		*3	"
	5	"		*4	"
	6	"		*5	"
	7	"		*6	"
Nussbaumen	1	flav	Benken 2	*7	"
	2	"		*8	"
	3	"		*9	"
	4	"		1	flav x sero
	5	"		2	"
	6	"		3	"
	7	"		4	"
Erlach 1	1	sero		5	"
	2	"		1-	"
	3	"		2-	"
	7	"	Caslano	1	sero
Erlach 2	1	sero		2	"
	2	"		3	"
	3	"		4	"
	4	"		7	"
	5	"		7'	"
	6	"			
	7	"			
Filzbach 1	1	lepi	Anmerkungen am Tabellenende		
	2	"			
	3	"			
	4	"			
	5	"			

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Art
Rammingen (D) ¹	1	lepi
	2	lepi x (? x ?)
	3	sero
	1'	lepi
	16	sero x (? x ?) ²
Biasca	1	lepi
Valganna (I)	1	flav

Anmerkungen:

- ¹ flav = C. flava
 flla = C. "flavella"
 lepi = C. lepidocarpa
 demi= C. demissa
 sero= C. serotina

- ² Kryptische Rückkreuzungen
 (vgl. Kap. 5.2.)

- ³ Rückkreuzung mit Beteiligung von
C. distans L.

aufwendigeren Analysen führte ich jedoch am Rechenzentrum der Universität Zürich durch. Dabei standen anfangs eine IBM-370-, später eine IBM-3033-Anlage zur Verfügung. Zum grössten Teil verwendete ich vorgefertigte Programme, in selteneren Fällen eigene, in PL/1 geschriebene. Als geeignetstes Programmpaket bot sich BMDP (Dixon 1975) (ab zweiter Hälfte 1978 BMDP-77 (Dixon & Brown (1977))) an, da es nebst den üblichen statistischen Verfahren auch mehrere aus dem Bereich der numerischen Taxonomie enthält.

Neben BMDP hätten vor allem noch SPSS, PSYCHLIB (eine Entwicklung der Forschungsdirektion der Psychiatrischen Universitätsklinik Zürich), CLUSTAN (am Rechenzentrum der ETH-Zürich) und ANALY und CORRESP ("Analyse des correspondances" von Benzécri (1973)) zur Verfügung gestanden. SPSS wird zwar am RZU am häufigsten benützt, ist aber BMDP in vielen Belangen unterlegen (Ketola (1978)) und weniger fehlerfrei. Ähnliches gilt für PSYCHLIB. CLUSTAN beschränkt sich vor allem auf numerische Taxonomie. Die Programme von Benzécri konnte ich wegen technischen Schwierigkeiten und schlechter Dokumentation am RZU nicht zum Laufen bringen.

Bei der Anwendung mathematischer Methoden besteht immer die Gefahr, sich mit der Zeit mehr für diese anstatt für die Sache zu interessieren. So hatte ich auch die Absicht, in einem Anhang speziell darauf einzugehen. Aus zeitlichen und Platzgründen gab ich das Vorhaben wieder auf. Die Diskussion der Methoden ist jeweils möglichst kurz gehalten. Entsprechend sind die Literaturangaben auf ein Minimum beschränkt. Wo immer das Programmpaket BMDP (oder BMDP-77) zur Anwendung kam, verweise ich darauf nur noch mit "BMDP-Programm XY".

II. Beschreibung der Arten

Die Beschreibung, die ich hier gebe, ist in erster Linie eine Zusammenfassung der im Unterkapitel 5.1.1. analysierten Daten und verschiedener Feldbuchnotizen.

Im ersten Kapitel (2.1.) gehe ich auf einige Merkmale ein, die allen Arten gemein sind. Die Diagnosen der einzelnen Arten sind dann genauer und vollständiger. In jedem Fall beabsichtige ich, nur die typischen Vertreter zu beschreiben. Die Variabilität der Arten wird im Kapitel 5.1. ausführlich dargestellt. Dort sind auch die genauen Definitionen der Merkmale zu finden (Tab. 5.1.1.).

2.1. DIE ARTENGRUPPE C. FLAVA L. S. L.

Das Wurzelsystem von C. flava s.l. ist ein dichter Schopf mit vielen Adventivwurzeln, die sich bis zu Faserwürzelchen fünfter Ordnung verzweigen. Junge, aktive Wurzeln sind weiss, im Alter werden sie zuerst braun oder rötlich-braun, dann rotschwarz. Die Rhizome sind weisslich und steigen gerade oder in kurzem Bogen auf. Dadurch ist C. flava s.l. zur Horst-

bildung befähigt. In Ausnahmefällen wachsen die Rhizome zu kurzen, waag-rechten Ausläufern aus.

Der Stengel ist schwach dreikantig. Die Lage von Leitbündeln, Luftkam-mern und Silikatzellen ist in Stengeln und Blättern entsprechend.

Vegetative Sprosse haben durchschnittlich sechs photosynthetisch aktive Blätter, fertile meist weniger als halb so viele. Vorn trägt der Blattrand einzellige, scharfe Zähne. Die Mittelrippe ist 0.2 mm dick. Ueber ihr lie-gen durchschnittlich neun Reihen von "Bulliform"-Zellen. Alle Epidermis-zellen der Oberseite sind breiter und höher als die der Unterseite, haben aber etwa dieselbe Länge. Die Leitbündel sind zum Teil durch Träger aus Festigungsgewebe mit der untern oder mit beiden Blattseiten verbunden. Die Epidermiszellen an den entsprechenden Stellen sind besonders schmal, ihre an den Träger anstossenden Wände lignifiziert und enthalten Silikat-körper (fast immer in einer Reihe), bestehend aus einem zentralen Kegel und etwa zehn Satelliten. Die Leitbündel liegen in einer Sklerenchymschei-de, deren Zeller zumindest auf der dem Leitbündel zugewandten Seite ligni-fiziert sind. Zwischen je zwei Leitbündeln befindet sich eine Luftkammer.

Das unterste Hochblatt ist blattartig und hat meist eine Scheide von weni-gen Millimetern Länge. Der ganze Blütenstand ist gedrängt. Gelegentlich findet man ein abgerücktes, oft fast grundständiges weibliches Aehrchen. Solche abgerückten Aehrchen sind im Gegensatz zu den andern gestielt. (Besonders häufig sind abgerückte unterste Aehrchen bei C. demissa.)

Das männliche Aehrchen ist knapp zwei Millimeter dick. Die Tragblätter haben die Form eines Schiffchens. Sie sind braun mit hellem Mittelstreifen.

Die weiblichen Aehrchen sind dichtblütig (30-40 Fruchtschläuche pro Aehr-chen). Die Tragblätter sind eiförmig, kürzer als die männlicher Blüten, aber gleich gefärbt.

Die Fruchtschläuche haben einen deutlichen Schnabel. Von der Seite sind drei bis vier, von oben vier bis fünf Nerven sichtbar. Entsprechend der Narbenzahl (drei) erscheinen die Früchte im Querschnitt dreieckig-abge-rundet. Im Längsschnitt sind sie verkehrt-eispitz und messen 1.5 mm. Sie sind braun und glänzen leicht.

2.2. ARTEN DER C. FLAVA S.L.

2.2.1. Namen und Verbreitung der in der Schweiz vorkommenden Arten

C. flava L.

In der ganzen Schweiz verbreitet und weitaus die häufigste Art der Gruppe.

C. "flavella" sensu Podlech & Patzke (1960)

Der korrekte Name dieses als Art stark überbewerteten Taxons ist C. flava L. var. alpina Kneuk. C. flavella Krec. aus Russland hat anscheinend nichts mit den mitteleuropäischen Pflanzen zu tun (Schultze-Motel (1977)) und ist nach Fagerström (1967) als Art ebenfalls zu hoch eingestuft. C. "flavella" lässt sich nicht immer von C. flava unterscheiden und ersetzt sie überall im Gebirge (ab 1000 m bis über 2000 m Meereshöhe häufig).

In der Schweiz soll auch C. jemtlandica Palmgr. vorkommen. Die von Palmgren im Herbar der ETH-Zürich (ZT) als solche bezeichneten Pflanzen gehören zu C. flava. Abbildungen der C. jemtlandica bei Palmgren (1959) ähneln dagegen stärker C. lepidocarpa.

C. lepidocarpa Tausch

Ueber die ganze Schweiz bis in einer Höhe von 2000 m ü. Meer sehr zerstreut vorkommend. Bei uns die seltenste Art. Die meisten Angaben über C. lepidocarpa-Fundorte betreffen C. flava.

C. demissa Hornem.

Synonyme: C. tumidicarpa Ands., C. oederi Retz. subsp. oedocarpa Ands.

In der Schweiz bisher kaum beachtet. Möglicherweise in der Westschweiz fehlend, in der Ostschweiz häufiger als C. lepidocarpa, aber oft an etwas ungewohnten C. flava s.l. -Standorten. Vor allem in Höhenlagen um 1000 m ü. Meer.

C. serotina Mérat

Synonym: C. oederi Retz. (Das Typusexemplar von Retzius ist eine C. pilulifera L. (Senay (1950)).)

In der ganzen Schweiz verbreitet, aber in den Alpen nur in grösseren Tälern, selten über 1200 m Meereshöhe. Nicht häufig, aber häufiger als C. lepidocarpa und wohl auch als C. demissa.

Hess, Landolt & Hirzel (1967) geben C. pulchella (Lönnr.) Lindm. (Synonym: C. scandinavica Davies) aus der Schweiz an. Sie ist als Art sicher überbewertet, nach Schultze-Motel (1977) sogar noch als Unterart. Nach ihm und nach Zajac (1968) und andern kommt sie nur in Nordeuropa vor. Ich habe in den Herbarien (Z, ZT, BERN) unter sämtlichen als C. serotina oder C. pulchella beschrifteten Pflanzen aus der Schweiz nur drei gefunden, die möglicherweise mit diesem Namen belegt werden dürften. An zwei Fundorten ("Erlach" und "Wetzikon") konnte ich mich dann aber selbst vergewissern, dass es sich auch in diesen Fällen um C. serotina und nicht um C. pulchella handelt; am dritten ("Katzensee" bei Zürich) kommt heute anscheinend auch C. serotina nicht mehr vor.

2.2.2. Diagnosen

Abgrenzung der Arten

Es gibt kein Merkmal, welches für sich allein zur Unterscheidung der Arten von C. flava s.l. genügen würde. Vielmehr muss man auf ganze Merkmalsmuster zurückgreifen, um die Arten einigermaßen sicher ansprechen zu können. Dies kann mit Hilfe der Tabelle 2.2.1. getan werden. Darin sind die Streuungsintervalle der wichtigsten quantitativen Merkmale und die Modi der wichtigsten qualitativen Merkmale, wenn mindestens zwei Drittel aller Individuen der Art darunter fallen, eingetragen. Die Merkmale wurden nach abnehmender Güte geordnet. Die Tabelle wurde aufgrund der in der vorliegenden Arbeit untersuchten C. flava s.l. -Populationen aufgestellt und hat daher beschränkte Gültigkeit.

Tabelle 2.2.1.1.: Diagnostisch wichtige Merkmale in der C. flava s.l. -Gruppe (Erklärung im Text)

Merkmal ¹ :	<u>C. flava</u>	<u>C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. serotina</u>
Schlauchlänge (mm)	4.7. -5.6	4.2-4.9	3.7-4.4	3.3-3.8	2.8-3.4
Schnabellänge (mm)	2.2-2.8	2.0-2.6	1.6-2.0	1.3-1.7	0.9-1.3
Breite der weiblichen Aehrchen (mm)	8.8-10.5	7.7-9.2	7.0-8.3	5.9-7.2	5.0-6.3
Ligulalänge (mm)	0.50-0.98	0.27-0.64	0.02-0.28	0.09-0.28	0.06-0.18
Blattfaltung	flach	flach	flach	flach	rinnig
Länge der weiblichen Aehrchen (mm)	10.8-14.4	9.0-12.4	8.6-10.9	7.6-11.3	6.5-9.3
Blattbreite (mm)	3.4-4.6	3.0-4.3	2.5-3.1	3.2-4.2	2.3-3.1
Höhe (cm)	21-45	11-27	19-48	10-30	7-18
Schnabelborsten	2.6-7.7	2.8-7.2	1.0-4.9	0-3.3	0.1-3.1
Silikatkörperzahl (Modus)	2	2	1		1
Länge des männlichen Aehrchens	10.6-17.7	9.4-14.9	11.3-17.9	8.6-16.1	5.9-11.5
Stengelkrümmung	gerade	gerade	gerade	gekrümmt	gerade
Stengelhöhlung	hohl	hohl	hohl		gefüllt
Leitbündelscheidenlignifizierung	stark	stark			schwach
Blattdicke (mm)	0.16-0.20	0.14-0.20	0.17-0.20	0.19-0.27	0.18-0.27

¹ Zur Definition der Merkmale siehe Tabelle 5.1.1. (Kap. 5.1.)

C. flava (Abb. 2.2.1.a., 2.2.2.a.-c.)

Pflanze mit gut entwickeltem, schlaffem Laub; alle Teile besonders zur Fruchtzeit gelblichgrün (daher der Name!). Stengel aufrecht, in der Grösse stark variabel aber selten kleiner als 20 cm und grösser als 50 cm, 1.33 mm dick, mit über 15 Rippen; im Querschnitt oft mit deutlicher Markhöhle und vielen gut ausgebildeten Leitbündeln und durchschnittlich 20 Luftkammern; Epidermis mit geringer Stomatadichte und langen Zellen von etwa $0.11 \times 0.018 \text{ mm}^2$ Grösse. Blätter lang, im Durchschnitt 38 cm bei vegetativen und 14 cm bei fertilen Sprossen, grösste Breite proximal, aber nicht bei der Ligula, ca. 4 mm breit, bei vegetativen Sprossen manchmal beträchtlich breiter, wie der Stengel mit über 15 Rippen, flach, Ligula deutlicher, ca. 0.7 mm langer Saum; im Querschnitt mit 7 grossen (Träger beidseitig) und wenig kleinen Leitbündeln (ohne Träger), Leitbündelscheiden stark lignifiziert, Luftkammern breit und niedrig, ganzes Blatt nur etwa 0.18 mm dick und "Bulliform"-Zellen nur ca. $0.05 \times 0.03 \text{ mm}^2$ gross; Epidermis mit geringer Stomatadichte und grossen, im Durchschnitt $0.091 \times 0.028 \text{ mm}^2$ messenden Zellen, pro Silikatzelle meist 2 Silikatkörper.

Blütenstand gedrängt, unterstes Hochblatt besonders zur Fruchtzeit oft abstehend oder zurückgeschlagen, oberstes Hochblatt deutlich und länger als 2 cm. Männliches Aehrchen etwa 1.4 cm lang, verschieden lang gestielt aber oft von den Spitzen der weiblichen Aehrchen teilweise verdeckt, Tragblätter durchschnittlich $3.6 \times 1.3 \text{ mm}^2$ gross. Weibliche Aehrchen meist 2-3, abstehend, oval, ca. $12.6 \times 9.7 \text{ mm}^2$ gross; obere Schläuche abstehend und untere abwärts gerichtet, stark gekrümmt, gut 5 mm lang, langsam in den 2.5 mm langen Schnabel verschmälert, etwa 1.9 mm breit und 1.5 mm dick, Schnabel mit beidseits bis zu 10 Borsten, Früchte über 1 mm breit.

C. "flavella" (Abb. 2.2.1.b., 2.2.2.d.)

Pflanze mit kurzem, schlaffem Laub. Stengel aufrecht, oft kleiner als 20 cm, nur gut 1 mm dick, mit weniger als 15 Rippen; im Querschnitt oft mit deutlich ausgebildeter Markhöhle, wenigen gut ausgebildeten Leitbündeln aber durchschnittlich 16 Luftkammern; Epidermis mit geringer Stomata-

dichte und ca. $0.10 \times 0.016 \text{ mm}^2$ grossen Zellen. Blätter kurz, im Durchschnitt 16 cm bei vegetativen und 8 cm bei fertilen Sprossen, grösste Breite in der Mitte, ca. 3.5 mm breit, mit etwa 15 Rippen, flach, Ligula ca. 0.5 mm langer Saum; im Querschnitt mit 6 grossen und wenig kleinen Leitbündeln, Leitbündelscheiden stark lignifiziert, Luftkammern breit und niedrig, ganzes Blatt nur etwa 0.17 mm dick, "Bulliform"-Zellen ca. $0.055 \times 0.03 \text{ mm}^2$ gross; Epidermis mit grösserer Stomatadichte und kleineren Zellen als C. flava, pro Silikatzelle meist 2 Silikatkörper.

Blütenstand stark gedrängt, unterstes Hochblatt wie bei C. flava, oberstes deutlich aber etwas kürzer als bei C. flava. Männliches Aehrchen etwa 1.2 cm lang, Stiel kaum 3 mm lang, Tragblätter durchschnittlich $3.3 \times 1.3 \text{ mm}^2$ gross. Weibliche Aehrchen meist 2-3, rundlich bis oval, kleiner als bei C. flava, ca. $10.7 \times 8.5 \text{ mm}^2$. Obere Schläuche nach oben, untere nach unten regelmässig abstehend, leicht gekrümmt, rund 0.5 mm kürzer als bei C. flava und etwas schneller in den fast gleichlangen Schnabel zusammengezogen, etwa 1.8 mm breit und 1.35 mm dick, Schnabelborsten und Fruchtbreite wie bei C. flava.

C. lepidocarpa (Abb. 2.2.1.c., 2.2.2.e.-f.)

Pflanze mit kurzem, geradem Laub. Stengel aufrecht, oft grösser als 33 cm und dünner als 0.96 mm, mit weniger als 15 Rippen; im Querschnitt mit deutlicher Markhöhle, wenigen gut ausgebildeten Leitbündeln und ebenso wenig (durchschnittlich 14) Luftkammern; Epidermis mit hoher Stomatadichte und mittelgrossen Zellen von etwa $0.094 \times 0.017 \text{ mm}^2$ Grösse.

Blätter kürzer als bei C. flava aber länger als bei den übrigen Arten, im Durchschnitt 20 cm bei vegetativen und 10 cm bei fertilen Sprossen, grösste Breite in der Mitte, selten 3 mm oder breiter, mit etwa 15 Rippen, meist flach, Ligula kurzer Saum von weniger als 0.2 mm Länge; im Querschnitt mit 4 grossen und wenig kleinen Leitbündeln, Leitbündelscheiden mässig lignifiziert, Luftkammern schmal und niedrig, ganzes Blatt so dünn wie bei C. flava, "Bulliform"-Zellen etwa $0.065 \times 0.04 \text{ mm}^2$ gross; Epidermis mit geringer Stomatadichte und kleineren Zellen als C. flava, pro Silikatzelle meist 1 Silikatkörper.

Blütenstand etwas gelockert, weibliche Aehrchen oft im Abstand von

ca. 2 cm hintereinander, unterstes Hochblatt wie bei C. flava, oberstes wie bei C. "flavella". Männliches Aehrchen oft schräg stehend und etwa 1.5 cm lang, Stiel durchschnittlich 8 mm lang¹, Tragblätter etwas kleiner als bei C. flava. Weibliche Aehrchen meist 2, aufrecht, rundlich bis oval, etwa 9.8 x 7.7 mm² gross. Schläuche regelmässig nach allen Seiten abstehend, leicht gekrümmt, ca. 4.1 mm lang, schnell in den rund 1.8 mm langen Schnabel zusammengezogen, etwa 1.7 mm breit und 1.35 mm dick, Schnabel beidseits mit durchschnittlich 3 Borsten, Frucht so breit wie bei C. flava.

C. demissa (Abb. 2.2.1.d., 2.2.2.g.-h.)

Pflanze mit steif nach aussen gebogenem, rosettenartigem Laub; alle Teile oft dunkelgrün und leicht glänzend (daher der deutsche Name "Grüne Segge"). Stengel besonders im getrockneten Zustand deutlich gekrümmt, durchschnittlich 20 cm gross, 1.34 mm dick, mit ca. 15 Rippen; im Querschnitt häufiger mit als ohne Markhöhle und mit vielen gut ausgebildeten Leitbündeln und etwa 17 Luftkammern; Epidermis mit geringer Stomatadichte und durchschnittlich $0.093 \times 0.018 \text{ mm}^2$ grossen Zellen. Blätter kurz, ca. 17 cm bei vegetativen und 8 cm bei fertilen Sprossen, grösste Breite proximal fast bei der Ligula, rund 4 mm breit, mit etwa 16 Rippen, Ligula kurzer Saum von 0.2 mm Länge (bei vegetativen Sprossen oft länger); im Querschnitt mit etwa 4 grossen und 5 kleinen Leitbündeln, Leitbündelscheide mässig lignifiziert, Luftkammern hoch, ganzes Blatt deutlich dicker als 0.2 mm, "Bulliform"-Zellen wie bei C. lepidocarpa; Epidermis mit geringerer Stomatadichte und kleineren Zellen als bei C. flava, pro Silikatzelle meist 2 Silikatkörper.

Blütenstand gelockert, das unterste weibliche Aehrchen oft abgerückt bis grundständig, unterstes Hochblatt aufwärts gerichtet, oberstes wie bei C. flava deutlich, ca. 2.6 cm lang. Männliches Aehrchen aufrecht,

¹ Bisher wurde C. lepidocarpa stets zur Hauptsache nach der Stiellänge des männlichen Aehrchens bestimmt. Es ist nicht anders zu erwarten, als dass sich eine solche Einseitigkeit verheerend auswirken muss bei nahverwandten Arten. C. lepidocarpa wurde dadurch unbeabsichtigt zu einer künstlichen Art, die nebst einigen natürlichen C. lepidocarpa vor allem aus einem relativ grossen Teil der natürlichen C. flava bestand.

durchschnittlich 1.2 cm lang und fast so lang gestielt wie bei C. lepidocarpa, Tragblätter mit ca. $3.9 \times 1.6 \text{ mm}^2$ besonders gross. Weibliche Aehrchen meist 3, oval bis zylindrisch, etwa $9.4 \times 6.5 \text{ mm}^2$ messend. Oft alle Schläuche aufwärts gerichtet, nicht gekrümmt, rund 3.5 mm lang, wie bei C. lepidocarpa schnell in den etwas kürzeren Schnabel zusammengezogen, etwa 1.65 mm breit und 1.3 mm dick, Schnabel beidseits nur mit 1-2 Borsten, Früchte 1 mm breit.

C. serotina (Abb. 2.2.1.e., 2.2.2.i.-l.)

Pflanze mit steif nach aussen gebogenem (weniger stark als bei C. demissa), zierlichem Laub; Blätter stärker grün als bei C. flava, aber zur Fruchtzeit vor allem die andern Teile ebenfalls vergilbend. Stengel aufrecht, meist kleiner als 20 cm, wenig dicker als 1 mm, mit weniger als 15 Rippen; im Querschnitt meist ohne Markhöhle, Leitbündel und Luftkammern wie bei C. lepidocarpa; Epidermis mit geringer Stomatadichte und kurzen, im Durchschnitt $0.077 \times 0.019 \text{ mm}^2$ messenden Zellen. Blätter kurz, durchschnittlich 12 cm bei vegetativen und 9 cm bei fertilen Sprossen, grösste Breite bei der Ligula, meist weniger als 3 mm breit, mit etwa 14 Rippen, rinnig gefaltet, Ligula undeutlich, nur 0.1 mm lang (bei vegetativen Sprossen gut doppelt so lang); im Querschnitt mit ca. 5 grossen und 4 kleinen Leitbündeln, Leitbündelscheiden schwach lignifiziert, Luftkammern hoch und schmal, Blatt gleich dick wie bei C. demissa, "Bulliform"-Zellen $0.05 \times 0.04 \text{ mm}^2$ messend; Epidermis mit grösserer Stomatadichte und etwa gleich grossen Zellen wie bei C. demissa, pro Silikatzelle meist 1 Silikatkörper.

Blütenstand stark gedrängt, unterstes Hochblatt aufrecht, oberstes fast tragblattartig. Männliches Aehrchen aufrecht, nur etwa 9 mm lang, noch kürzer gestielt als bei C. "flavella", Tragblätter kurz, im Durchschnitt $3.2 \times 1.4 \text{ mm}^2$. Weibliche Aehrchen meist 3-4, abstehend, oval oder manchmal zylindrisch, ca. $7.9 \times 5.6 \text{ mm}^2$. Obere Schläuche nach oben, die übrigen (ausser die untersten) waagrecht abstehend, nicht gekrümmt, gut 3 mm lang, plötzlich in den kurzen Schnabel zusammengezogen, nur etwa 1.45 mm breit und 1.2 mm dick, Schnabelborsten wie bei C. demissa, Früchte weniger als 1 mm breit.

Abbildung 2.2.1.: Stöcke von C.flava s.l. in Kultur



a. C. flava von "Menzingen"



b. C. "flavella" von "Alt-St. -Johann"

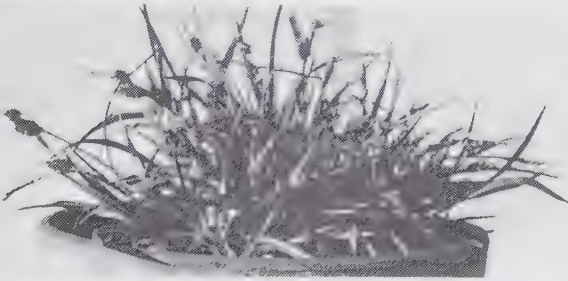
Erklärungen:

Grössenvergleich ist der Topf (Durchmesser 12 cm). Bei C. "flavella" fehlen die männlichen Aehren, da sie für karyologische Untersuchungen gebraucht wurden.

Abbildung 2.2.1.: Fortsetzung



c. C. lepidocarpa von "Filzbach 1"



d. C. demissa von "Mels 2"



e. C. serotina von "Kreuzlingen 2"

Zusammenfassung und Bestimmungsschlüssel

Aus Abbildung 2.2.3. geht hervor, dass C. flava einerseits und C. serotina andererseits die extremsten Varianten der Artengruppe sind. Die andern drei Arten überschreiten selten die durch die grösste und die kleinste Art vorgegebene Merkmalsspanne. C. "flavella" liegt in vielen Merkmalsausbildungen bei C. flava. Interessant ist, dass bei C. lepidocarpa und bei C. demissa die Merkmale ausser im Bereich der weiblichen Blüte (Fruchtschlauch) selten intermediär ausgebildet sind. Man kann auch nicht ohne weiteres, wie es oft getan wird, C. lepidocarpa auf die Seite von C. flava und C. demissa auf die Seite von C. serotina schlagen. So ist z.B. der Photosyntheseapparat bei C. demissa stärker entwickelt als bei C. lepidocarpa. Alles in allem betrachtet ist es aber doch richtig, die Arten in die Reihenfolge zu stellen, wie sie in diesem Unterkapitel verwendet wird. Dies wird am besten durch Schlauchgrössen erreicht, welche zudem den Vorteil haben, innerhalb der Arten wenig zu variieren (Abb. 2.2.2.).

Bestimmungsschlüssel:

Ich möchte nun zum Abschluss noch einen Bestimmungsschlüssel für die in der Schweiz vorkommenden Arten der C. flava s.l. geben. Dazu muss nochmals gesagt sein, dass dieser Schlüssel strenggenommen nur für die von mir in der Schweiz untersuchten Populationen Gültigkeit haben kann. Ferner ist es wichtig, zu berücksichtigen, wie die Merkmale definiert sind (Kap. 5.1., Tab. 5.1.1.). Vor allem Breitenmerkmale sollten an frischem oder aufgeweichtem Material gemessen werden. Im getrockneten Zustand sind z.B. Blätter oft nur noch rund halb so breit wie im frischen.

Legende zu Abbildung 2.2.2.:

In jeder Teilabbildung ist ein Fruchtschlauch einmal von oben (links) und einmal von der Seite (rechts, Oberseite nach rechts) abgebildet:

a. <u>C. flava</u> ,	"Saignelégier 1"	g. <u>C. demissa</u> ,	"Rüte 1"
b. "	"Kreuzlingen 1"	h. "	"Mels 2"
c. "	"Schötz"	i. <u>C. serotina</u> ,	"Erlach 2"
d. <u>C. "flavella"</u> ,	"Kerns"	k. "	"Saignelégier 2"
e. <u>C. lepidocarpa</u> ,	"Peist 2"	l. "	"Kreuzlingen 2"
f. "	"Filzbach 1"		

Abbildung 2.2.2.: Fruchtschläuche von C. flava s.l.

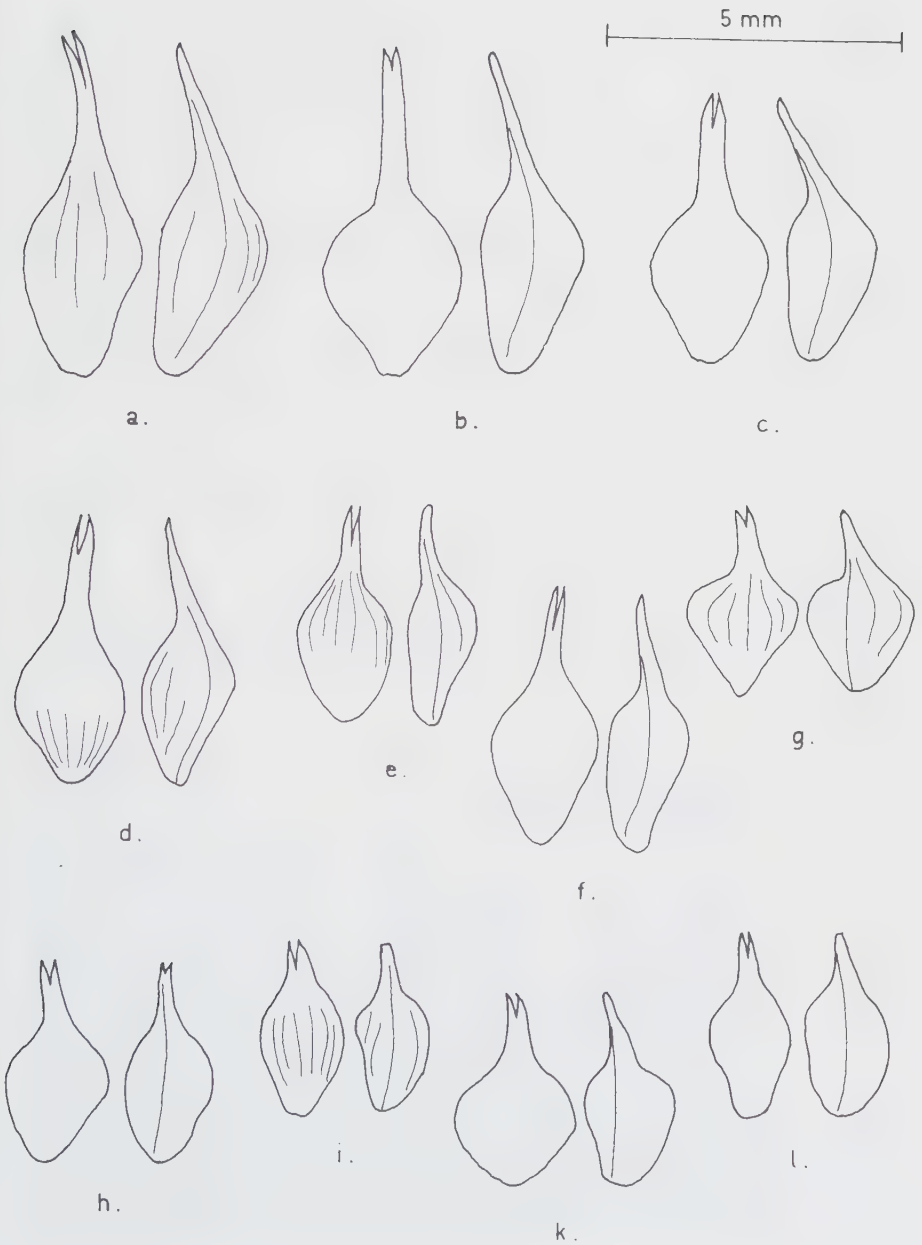


Abbildung 2.2.3.: Merkmalsmuster der Arten von *C. flava* s.l.

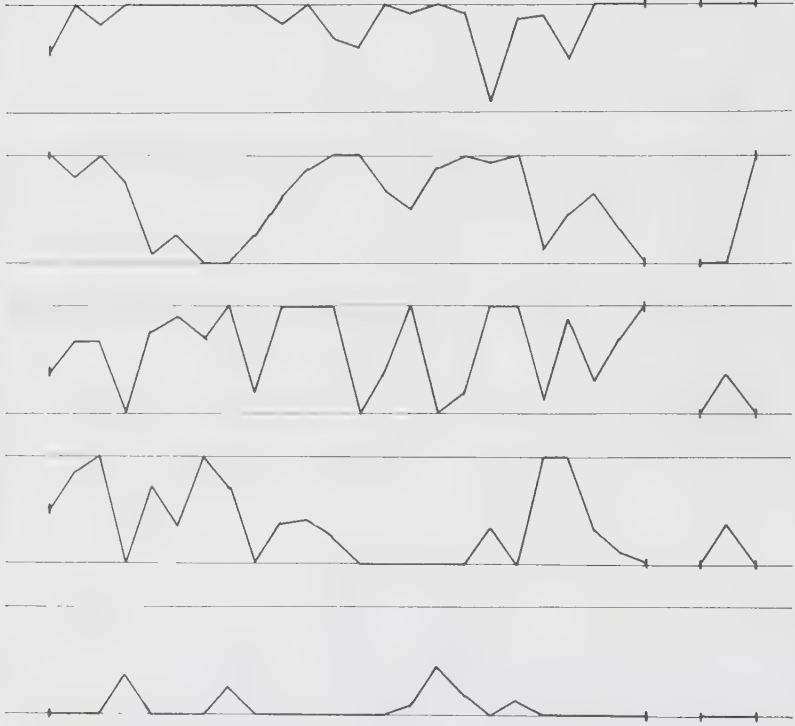
Blätter

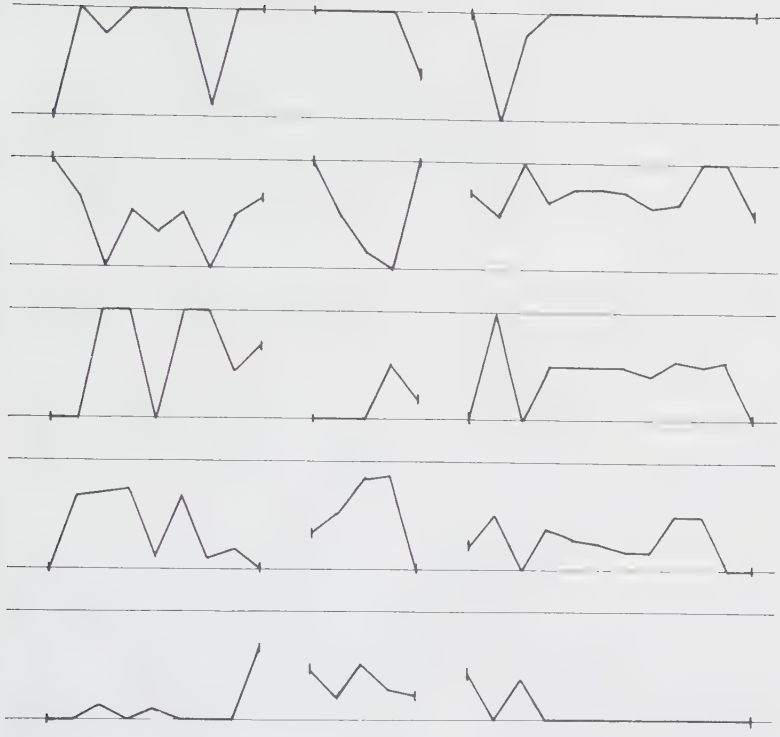
Krümmung (gerade - gebogen)
 Länge bei veget. Sprossen (lang - kurz)
 Länge bei fert. Sprossen (lang - kurz)
 Stelle grösster Breite (Mitte - Ligula)
 Breite bei veget. Sprossen (breit - schmal)
 Breite bei fert. Sprossen (breit - schmal)
 Rippen bei veget. Sprossen (viel - wenig)
 Rippen bei fert. Sprossen (viel - wenig)
 Faltung (flach - rinnig)
 Ligula bei veget. Sprossen (lang - kurz)
 Ligula bei fert. Sprossen (lang - kurz)
 grosse Leitbündel (viel - wenig)
 kleine Leitbündel (wenig - viel)
 Leitbündelsch. lignifizierung (stark - schwach)
 Luftkammerbreite (breit - schmal)
 Luftkammerndicke (dünn - dick)
 Blattdicke (dünn - dick)
 "Bulliform"-Zellen (dünn - dick)
 "Bulliform"-Zellen (schmal - breit)
 Stomata (wenig - viel)
 Epidermiszellen (lang - kurz)
 Epidermiszellen (breit - schmal)
 Silikatkörpermaximum (viel - wenig)
 Silikatkörpermodus (viel - wenig)

Hochblätter

Ausbildung oberstes (deutlich - undeutlich)
 Länge oberstes (lang - kurz)
 Stellung unterstes (abstehend - aufwärts)

C. flava *C. "flavella"* *C. lepidocarpa* *C. demissa* *C. serotina*





- Stengel
- Krümmung (aufrecht - gekrümmt)
 - Höhe (gross - klein)
 - Dicke (dick - dünn)
 - Rippen (viel - wenig)
 - Höhlung (hohl - gefüllt)
 - Luftkammern (viel - wenig)
 - Stomata (wenig - viel)
 - Epidermiszellen (lang - kurz)
 - Epidermiszellen (schmal - breit)
 - männliches Aehrchen
 - Stellung (schräg - aufrecht)
 - Länge (lang - kurz)
 - Stiel (lang - kurz)
 - Tragblätter (lang - kurz)
 - Tragblätter (schmal - breit)
 - weibliche Aehrchen
 - Zahl (wenig - viel)
 - Stellung (abstehend - aufrecht)
 - Form (rundoval - ovalzylindrisch)
 - Länge (lang - kurz)
 - Breite (breit - schmal)
 - Schlauchlänge (lang - kurz)
 - Schnabel (lang - kurz)
 - Schlauchbreite (breit - schmal)
 - Schlauchdicke (dick - dünn)
 - Schlauchkrümmung (gekrümmt - gerade)
 - Schnabelborsten (viel - wenig)
 - Frucht (breit - schmal)

Erklärungen:

Die Spanne ist immer vom einen Extremwert zum andern des betreffenden Merkmals genommen. Anordnung der Extremwerte so, dass C. serotina immer rechts von C. flava zu stehen kommt. Die Durchschnittswerte der Arten sind eingetragen.

1. Fruchtschläuche meist länger als 4 mm, gekrümmt, mit 1.5-3 mm langem Schnabel, weibliche Aehrchen breiter als 7 mm, Blätter selten dicker als 0.2 mm, in der Regel nur einmal pro Jahr blühend.
2. Stengelblätter meist breiter als 3 mm, mit deutlicher, bis zu 1 mm langer Ligula und normalerweise 2 Silikatkörpern pro Silikatzelle (Nagellackabzüge der untern Epidermis bei hundertfacher Vergrößerung betrachten!).
3. Stengel zur Fruchtzeit bis 50 cm oder länger, dicker als 1 mm, längste Blätter fertiler Sprosse meist über 10 cm; bis 1500 m ü. M.

C. flava L. var. flava

3. ' Stengel auch zur Fruchtzeit niedrig, nur in Ausnahmefällen länger als 30 cm, ca. 1 mm dick, längste Blätter fertiler Sprosse bis zu 10 cm; vor allem in Lagen ab 1200 m ü. M.

C. flava L. var. alpina Kneuk.

(C. "flavella" sensu Podlech & Patzke (1960))

2. ' Stengelblätter bis zu 3 mm breit (bei im Wasser stehenden Sprossen oft breiter und schwammig), mit nur angedeuteter, höchstens 0.3 mm langer Ligula und normalerweise 1 Silikatkörper pro Silikatzelle; bevorzugt kalkreichen Boden.

C. lepidocarpa Tausch

1. ' Fruchtschläuche kürzer als 4 mm, gerade, mit bis zu 1.5 mm langem oder etwas längerem Schnabel, weibliche Aehrchen selten breiter als 7 mm, Blätter bis zu 0.3 mm dick, mehr als eine Blütenzeit pro Jahr.
4. Stengel oft gekrümmt, dicker als 1 mm, oft mit dunkelgrüner Blattrosette und flachen, über 3 mm breiten Blättern, Tragblätter der männlichen Blüten meist länger als 3.5 mm, meist 2 (selten 1) Silikatkörper pro Silikatzelle; bevorzugt sauren Boden.

C. demissa Hornem.

4. ' Stengel gerade, ca. 1 mm dick, selten hohl, meist mit rinnigen, höchstens 3 mm breiten Blättern, Tragblätter der männlichen Blüten selten länger als 3.5 mm, normalerweise 1 Silikatkörper pro Silikatzelle.

C. serotina Mérat

III. Phänologie

3.1. ENTWICKLUNG VON EINZELSPROSSEN

Im Rahmen meiner Arbeit im "Neuweiher" von 1975/76 habe ich die Entwicklung von C. flava und C. serotina sehr ausführlich untersucht. Auch mehrere F1-Bastardindividuen wurden studiert. Zusätzliche Beobachtungen wurden an eingetopften Pflanzen aller Arten 1978/79 gemacht. Es ist nun soviel Material zusammengekommen, dass aus Platzgründen einiges weggelassen werden muss, was nicht sehr direkt mit dem Thema dieser Arbeit in Verbindung gebracht werden kann.

Material und Methoden

An 19 Stichprobenorten im "Neuweiher" (a-s, f doppelt) markierte ich anfangs Mai 1975 je 10-23 junge Sprosse der Seggen durch Umbinden eines farbigen Fadens. Die Auswahl der Stichprobenorte wird in Unterkapitel 4.3.2. genauer beschrieben. An den Sprossen wurden das Blatt- und Stengelwachstum gemessen und andere Bemerkungen zur Lebensgeschichte der Pflanzen gemacht. Die Beobachtungsabstände betrugen anfänglich rund eine Woche, nach der Blütenzeit wurden sie bis zu drei und mehr Wochen ausgedehnt. Ende August 1975 markierte ich in einigen Stichprobenquadraten zusammen 18 junge Sprosse und untersuchte sie ebenso.

Die Pflanzen in Kultur markierte ich in gleicher Weise. Ich mass jedoch nur noch die Höhe in Abständen von drei und mehr Wochen.

3.1.1. Beobachtungen im "Neuweierh"

Auswertung der gesammelten Daten

7 Merkmale wurden untersucht, alle als Funktion der Zeit.

Definition der Merkmale:

- a) "Blattlänge": Abstand Boden-entfernteste grüne Blattspitze. (Hochblätter wurden nach Möglichkeit nicht berücksichtigt, sind aber im knospenden Zustand nicht leicht von den gewöhnlichen Blättern zu unterscheiden.)
- b) Stengellänge: Abstand Boden-Spitze des männlichen Aehrchens. (Nur fertile Sprosse.)
- c) Grüne Blätter: Anzahl. (Inklusive blattähnliche Hochblätter.)
- d) Grünbraune Blätter: Anzahl. (Inklusive blattähnliche Hochblätter.)
- e) Braune Blätter: Anzahl. (Inklusive blattähnliche Hochblätter.)
- f) Abgestorbene Sprosse: %-Anteil tote aller markierten Sprosse.
- g) Blühzustand: Anteil knospenden, blühender, verblühter, fruchtender Sprosse. (Nur fertile Sprosse.)

Ich habe die Beobachtungen für C. flava, C. serotina und den F1-Bastard für fertile und vegetative Sprosse je getrennt verarbeitet. Für die Merkmale a) bis f) wurden die Durchschnittskurven für die Stichprobenorte (a-r) berechnet, die Mittel dieser Durchschnittskurven gebildet (I) und auch die Messwerte der einzelnen Sprosse (ohne Rücksicht auf ihren Herkunftsort) gesamthaft gemittelt (II). Für jeden Mittelwert wurde auch das einfache Streuungsintervall ermittelt. Merkmal g) lässt sich besser mit Histogrammen als in Kurven darstellen. Berücksichtigt wurden jeweils nur die Sprosse, welche wiedergefunden wurden und (mit Ausnahme von Merkmal f)) noch nicht abgestorben waren. Für b) wurden Sprosse nach Verbiss nicht mehr berücksichtigt.

Die Messungen an den im August markierten neuen Sprossen wurden nicht rechnerisch ausgewertet.

3.1.1.1. Fertile Sprosse

3.1.1.1.1. Blatt- und Stengelwachstum, Blühzustand (a), b), g)):

C. flava (Abb. 3.1.1.): Abbildung 3.1.1.a. zeigt das typische Wachstum von C. flava. Als Beispiel wurde Stichprobenort e gewählt.

Alle Stichprobenorte von C. flava zusammen ergeben die Kurven der Abbildung 3.1.1.c. (I=Mittel der Durchschnittskurven, II=Messwerte der einzelnen Sprosse gesamthaft gemittelt; vgl. oben). In den Histogrammen ist der Blühzustand dargestellt.

Das Blattwachstum ist logarithmisch, das Stengelwachstum mehr linear. Mitte Juni wächst der Stengel über die Blätter hinaus. Zu diesem Zeitpunkt sind schon alle Sprosse verblüht. Bei der Fruchtreife Ende August ist der Stengel über doppelt so gross wie die Blätter. Die Bedeutung dieses postfloralen Wachstums wird im Kapitel 3.3. diskutiert.

Obwohl die Grösse der Stichproben beträchtlich schwankt, stimmen die homologen Kurven (I und II) gut überein. Dagegen sind die Standardabweichungen der Mittelwerte (I) nicht einmal nur halb so gross wie die Standardabweichungen aller Werte (II). (Dies müsste schon bei einer Stichprobengrösse von 4 ($= 2^2$) erwartet werden nach der Formel

$$\text{Streuung}_{\text{Mittel}} = \frac{\text{Streuung}_{\text{einzel}}}{\sqrt{\text{Stichpr. grösse}}}.$$

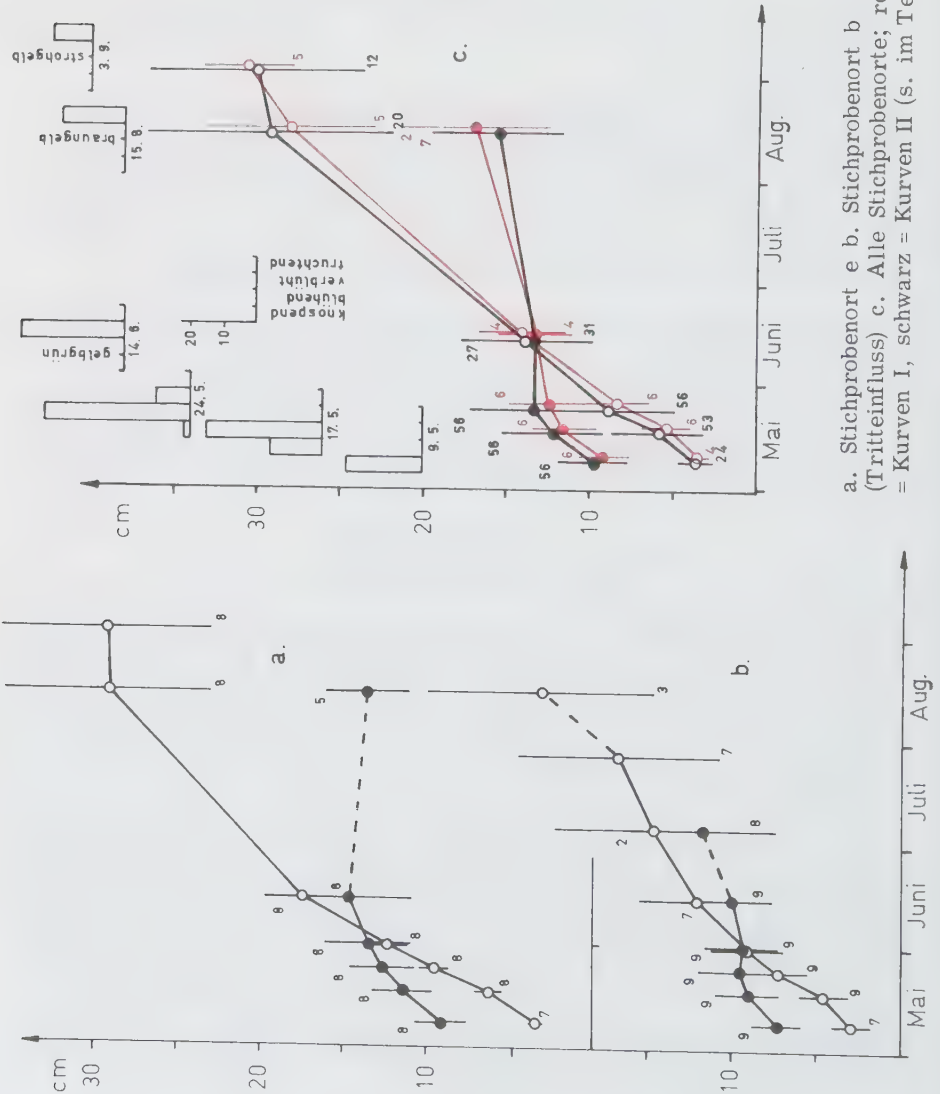
In meinem Falle sind aber die Stichproben immer grösser als 9 ($= 3^2$.) Die Unregelmässigkeit ist dadurch zu erklären, dass nicht alle Stichproben gleiche Grundgesamtheiten haben, im vorliegenden Fall sogar recht unterschiedliche. (Diese Argumentationsweise ist nichts anderes als die Theorie der Varianzanalyse.)

C. flava zeigt selten atypisches Wachstum, so zum Beispiel unter Tritt (Stichprobenort b). Abbildung 3.1.1.b. zeigt die Reaktion der Pflanzen auf diesen Einfluss: Die Blätter haben schon Ende Mai ihr Wachstum weitgehend eingestellt, die meisten werden nur 10 cm lang (Mitte Juni). Der Stengel wächst schnell im Mai, überholt anfangs Juni die Blätter und erreicht Ende Juli 17 cm. Die weiterlebenden Sprosse werden noch etwas grösser, Mitte August erreichen sie 22 cm.

Abbildung 3.1.1.: Wachstumskurven von C. flava im "Neuweiher" 1975

Ordinate: "Blattlänge" (●) bzw. Stengellänge (○); senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle, Zahlen = Anzahl gemessene Sprosse (rote Zahlen = Anzahl Stichproben)

In den Histogrammen ist der Blühzustand dargestellt, Ordinate: Anzahl untersuchter Pflanzen; weiter sind angegeben Fruchtschlauchfarbe und Datum



In einer einfachen Varianzanalyse wurde untersucht, ob die durchschnittlich erreichten Grössen der Stengel je nach Standortseinflüssen signifikant verschieden sind:

Stichprobenort (Auswahl)	m	e (Mahd)	a (Mahd)	b (Tritt)
durchschnittliche Höhe in cm	34.2	29.4	29.9	16.9

Die Unterschiede sind auf dem 1%-Niveau signifikant. 95 %-Vertrauensintervalle:

$$\begin{array}{lcl}
 (\text{Mittel}_m - \text{Mittel}_e) \text{ liegt in } (12.78 ; -3.10) & \rightarrow & \text{Einfluss Mahd gering} \\
 (\text{Mittel}_m - \text{Mittel}_b) \text{ liegt in } (25.46 ; 9.16) & \} & \rightarrow \text{Einfluss Tritt gross} \\
 (\text{Mittel}_e - \text{Mittel}_b) \text{ liegt in } (19.67 ; 5.27) & \} &
 \end{array}$$

(Vgl. auch Unterkapitel 4.3.2.)

C. serotina (Abb. 3.1.2.): Abbildung 3.1.2.a. zeigt das typische Wachstum von C. serotina. Als Beispiel wurde Stichprobenort q gewählt.

Abbildung 3.1.2.c. gibt die Auswertung aller Stichproben von C. serotina zusammen wieder.

Die Blätter wachsen stark bis im Mai, die Stengel logarithmisch bis Anfang Juni. Mitte Juni sind schon alle Sprosse verblüht. Dann stellen die meisten ihr Wachstum ein und sterben ab. Es überleben vor allem diejenigen, die an Tümpelrändern wachsen und nicht dem Tritt ausgesetzt sind. Sie setzen ihr Wachstum fort, und einige Stengel erreichen aussergewöhnliche Höhen von bis zu 20 cm, werden aber kaum je länger als die Blätter.

Vergleicht man wieder die homologen Kurven, so können die gleichen allgemeinen Feststellungen gemacht werden wie bei C. flava: auch hier müssen die Stichproben verschiedenen Grundgesamtheiten entstammen.

Atypisches Wachstum kommt bei C. serotina öfters vor. Es lässt sich besonders schön nachweisen, wo ein Tümpelrand von einem Weg gesäumt wird: Ein Drittel der markierten Sprosse am Stichprobenort g steht unter intensivem Tritteinfluss, ein anderer Drittel wächst im Wasser und ein

Drittel dazwischen. Zuerst hatte ich nur die Kurve für alle Sprosse zusammen berechnet. Die grossen Standardabweichungen zeigten aber an, dass die Stichprobe uneinheitlich war. Ich berechnete die Kurve für jenen Anteil der Sprosse, die dem Tritt ausgesetzt sind und für die, die im Wasser stehen, getrennt (vgl. Abb. 3.1.2.b.). In beiden Fällen zeigten die Pflanzen atypisches Wachstum:

Unter Tritteinfluss wurden die Stengel nicht höher als 4 cm, die Blätter blieben während der ganzen Zeit des kurzen Lebens 2 cm länger als der Stengel. Sie wuchsen schon im Mai nicht mehr. Unter starkem Tritt bleibt C. serotina immer so klein. Am üppigsten kommt sie an Tümpelrändern. Im Beispiel (g) wuchsen die Pflanzen bis im Hochsommer und waren Ende Juli durchschnittlich 16 cm gross, die Blätter aber (im Gegensatz zu C. flava) ebenso hoch wie der Stengel. Die Form der Wachstumskurve dieser im Wasser lebenden Sprosse entspricht dem Typ von Stichprobenort q. Zur Kontrolle verpflanzte ich Individuen vom Tümpelrand an den Weg und umgekehrt (1977). Schon im nächsten Jahr hatten sie sich den neuen Umständen angepasst. Das atypische Wachstum von C. serotina am Stichprobenort g ist rein modifikatorischer Art.

An einem Beispiel soll gezeigt werden, dass das Stengelwachstum von C. serotina in signifikanter Weise von den Faktoren Nässe und Tritt beeinflusst wird. Untersucht werden die Stichproben f, i, l, o, p, q in einer Varianzanalyse mit Kreuzklassifikation.

(Ich muss daran erinnern, dass hier die Daten über die markierten Sprosse ausgewertet werden. Die Standortsfaktoren sind z.B. bei Stichprobenort p verschieden für das Probenquadrat (Unterkap. 4.3.2.) und die markierten Sprosse. Die markierten Sprosse stehen unter leichtem Tritt.)

Durchschnittliche Stengelhöhe in cm:

	nass	feucht	trocken	Mittel
ohne Tritt	o : 10.6	i : 7.3	l : 6.5	8.8
mit Tritt	p : 9.5	q : 7.6	f : 3.0	6.7
Mittel	10.1	7.5	4.8	7.4

Auf dem 5%-Niveau ergibt sich:

- Signifikanz für den Einfluss des Wassers,

- keine Signifikanz für den Einfluss des Trittes,
- keine Signifikanz für die Wechselwirkungen (d.h. die Faktoren wirken unabhängig voneinander).

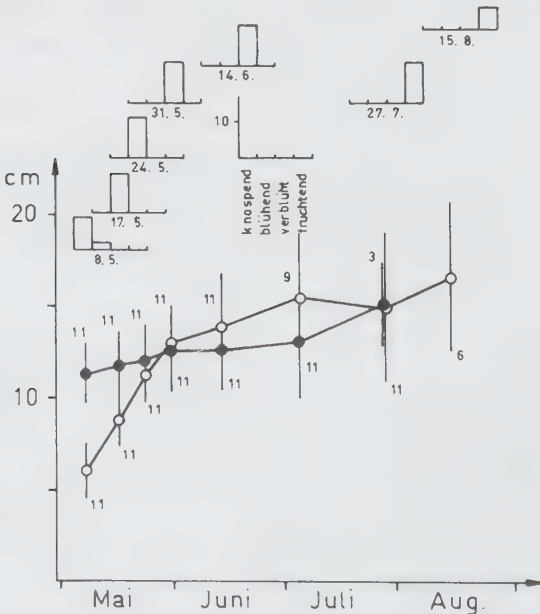
Der positive Beitrag des Wassers (Tümpelrand) ist deutlich. Der Tritt wirkt sich erst negativ aus, wenn er sehr intensiv ist. Dies ist aber nur bei f der Fall.

(Vgl. auch Unterkap. 4.3.2.)

C. flava x C. serotina (Abb. 3.1.3.): Als ich die Sprosse markierte, konnte ich noch nicht erkennen, dass es sich teilweise um Bastarde handelte. An den Stichprobenorten f und d waren zusammen 11 markierte Sprosse F1-Bastarde. Die Pflanzen zeigen an beiden Orten fast gleiches Wachstum (Abb. 3.1.3.). Die Blätter wachsen langsam und linear bis Anfang Juni. Der Stengel wächst rasch und linear im Mai, Ende Mai ist er so lang wie die Blätter. Zu dieser Zeit sind schon alle Sprosse verblüht.

Abbildung 3.1.3.: Wachstumskurven von C. flava x C. serotina im "Neuweiher" 1975

Wie Abbildung 3.1.1.



Das postflorale Wachstum des Stengels ist zwar vorhanden, aber viel grösser als die Blätter wird er nicht.

Die wenigen beobachteten Bastardpflanzen verhielten sich also im Wachstum von Blättern und Stengeln intermediär zu den Eltern.

3.1.1.1.2. Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse (c) - f):

Je nach Standort der Stichprobe starben die im Frühjahr markierten Sprosse schon während des Sommers oder erst im Herbst ab. Als Folge dieser unterschiedlichen durchschnittlichen Lebensdauer sind auch die Kurven der mittleren Blattzahlen pro Spross je nach Standort verschieden. Interessanter sind aber die Unterschiede zwischen C. flava, C. serotina und dem F1-Bastard.

C. flava (Abb. 3.1.4.a. - b., 3.1.5.a. - b., e.): Vergleicht man die Kurven I und II, so stellt man fest, dass die Streuungsintervalle der Gesamtmittel (II) durchschnittlich fast doppelt so gross sind wie die der Mittel aus den Mittelwerten (I) (Abb. 3.1.4.a. - b.). Daraus folgt, dass die Blattzahlen bei C. flava in Abhängigkeit vom Standort wenig variieren (vgl. S. 43).

Während der Blütezeit im Mai haben die Sprosse am meisten grüne, d.h. photosynthetisch aktive Blätter (durchschnittlich fast 6) und auch am meisten grünbraune. Noch während sich die letzten Blätter entfalten, beginnen die ältesten schon zu verdorren. Die Lebensdauer der Blätter ist kurz. Am längsten bleibt der Stengel der Pflanzen grün.

Charakteristisch für C. flava ist der deutliche Wechsel Ende Juni: zuerst überwiegen die grünen Blätter deutlich, dann die braunen deutlich.

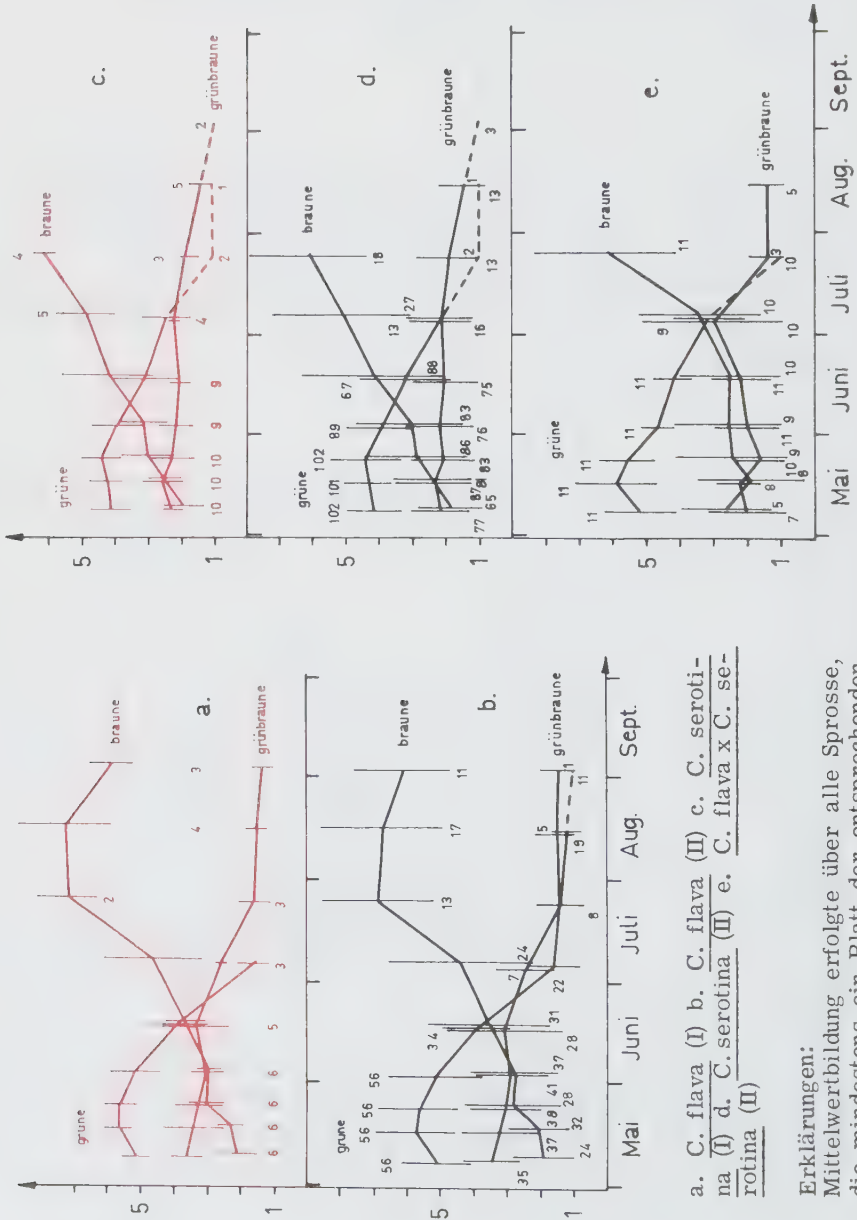
Die typische Absterbekurve für die Sprosse von C. flava zeigt Abbildung 3.1.5.b. (Stichprobenort m).

Gesamthaft betrachtet (Abb. 3.1.5.e.) stirbt die Population der fertilen Sprosse langsam und ziemlich linear ab. Ende August sind 50% tot.

Ausnahmsweise leben die Pflanzen weniger lang, so z.B. unter Tritt (Stich-

Abbildung 3.1.4.: Blattentwicklung fertiler Sprosse im "Neuweier" 1975

Ordinate: Anzahl Blätter pro Spross; senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle, Zahlen = Anzahl Messwerte (Stichproben in I, Sprosse in II); rot = Kurven I, schwarz = Kurven II (s. im Text)

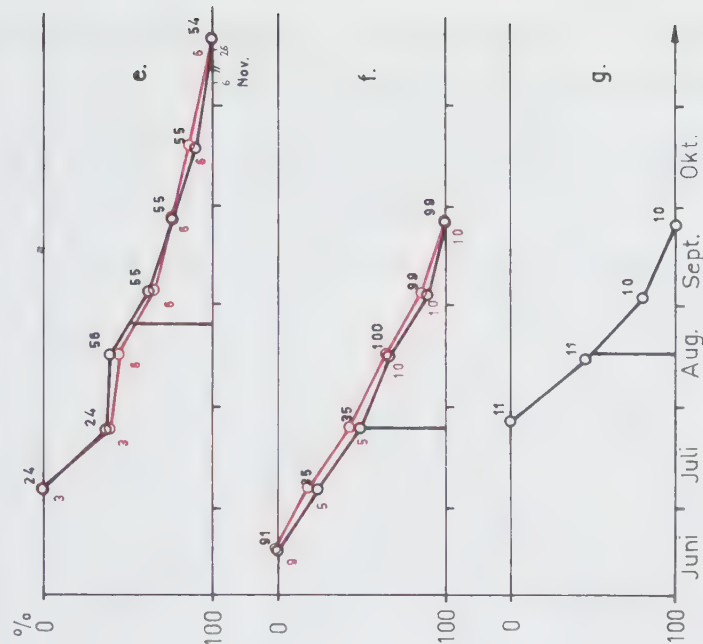
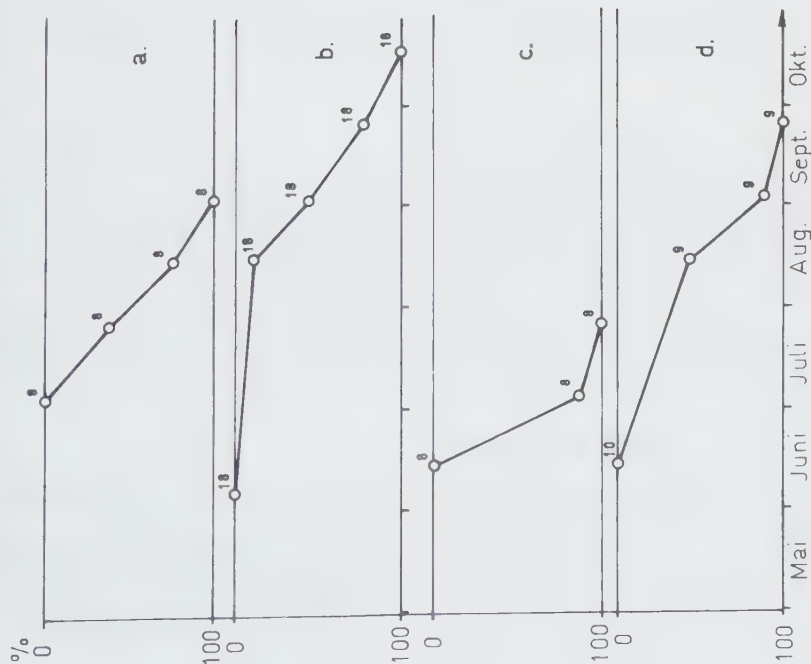


a. *C. flava* (I) b. *C. flava* (II) c. *C. serotina* (I) d. *C. serotina* (II) e. *C. flava* x *C. serotina* (II)

Erklärungen:
Mittelwertbildung erfolgte über alle Sprosse, die mindestens ein Blatt der entsprechenden Klasse trugen (grün, grünbraun, braun).

Abbildung 3.1.5.: Absterben fertiler Sprosse im "Neuweier" 1975

Ordinate: Anteil tote Sprosse, Zahlen = Anzahl berücksichtigte Sprosse (rote Zahlen = Anzahl Stichproben)
Der Zeitpunkt, zu welchem 50 % abgestorben sind, ist durch einen senkrechten Strich markiert.



a. C. flava, Stichprobenort c b. C. flava, Stichprobenort m c. C. serotina, Stichprobenort f d. C. serotina, Stichprobenort i e. C. flava, alle Stichprobenorte (rot = Kurven I, schwarz = Kurven II, s. im Text) f. C. serotina, wie e. g. C. flava x C. serotina

probenort b) oder in Schatten und Nässe (Stichprobenort c, Abb. 3.1.5.a.), oder sie werden besonders alt (Stichprobenort e).

C. serotina (Abb. 3.1.4.c.-d., 3.1.5.c.-d.,f.): Die Streuungsintervalle der Gesamtmittel (II) sind durchschnittlich weniger als eineinhalbmals so gross wie diejenigen der Mittel aus den Mittelwerten (I) (Abb. 3.1.4.c.-d.). Im Gegensatz zu C. flava sind also bei C. serotina die Blattzahlen stark vom Standort abhängig.

Ende Mai sind am meisten grüne Blätter vorhanden, durchschnittlich gut 4. Bis im Juni findet man grüne, grünbraune und braune Blätter nebeneinander; erst im Juli überwiegen die braunen deutlich. Dieser langsame Wechsel ist kennzeichnend für C. serotina, vollgrüne Pflanzen findet man nur selten. Auch bei C. serotina bleibt der Stengel am längsten grün.

Die typische Absterbekurve der Sprosse von C. serotina zeigt Abbildung 3.1.5.d. (Stichprobenort i).

Ende Juli waren 50% aller fertilen Sprosse von C. serotina tot und zwei Monate später bereits alle (Abb. 3.1.5.f.). Unter starkem Tritt, wie z.B. beim Stichprobenort f, sterben die Sprosse noch vor der Fruchtreife (Abb. 3.1.5.c.).

C. flava x C. serotina (Abb. 3.1.4.e., 3.1.5.g.): Die 11 markierten Bastardsprosse sind auch bezüglich ihrer Blattzahlkurven intermediär zwischen den Eltern. Die einzelnen Durchschnittswerte entsprechen aber in ihrer Grösse denjenigen von C. flava (Abb. 3.1.4.e.).

Von den 11 markierten Bastardsprossen war die Hälfte Mitte August abgestorben, etwas früher als bei C. flava, aber deutlich später als bei C. serotina (Abb. 3.1.5.g.).

3.1.1.2. Vegetative Sprosse

Bei der Auswertung der Messungen verzichtete ich auf die Berechnung von Einzeldurchschnitten für jeden Stichprobenort, da ich (verglichen mit den fertilen) nur wenige vegetative Sprosse markiert hatte. Da die F1-Bastarde vegetativ nicht bestimmt werden können, fehlen diesbezüglich Daten.

3.1.1.2.1. Blattwachstum (a) (Abb. 3.1.6.):

C. flava: Die vegetativen Sprosse von C. flava wachsen mehr oder weniger linear bis Ende Juli, dann nehmen sie an Höhe nur noch wenig zu. Im Herbst sind nur noch die kurzen jüngsten Blätter ganz grün (im Schutze der alten grünbraunen und braunen Blätter).

C. serotina: Bei C. serotina stellen die vegetativen Sprosse schon im Mai das Wachstum weitgehend ein. Ende Juni stirbt die Mehrzahl der Pflanzen, die überlebenden wachsen nochmals deutlich bis Ende Juli.

3.1.1.2.2. Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse (c) - f) (Abb. 3.1.7. - 3.1.8.):

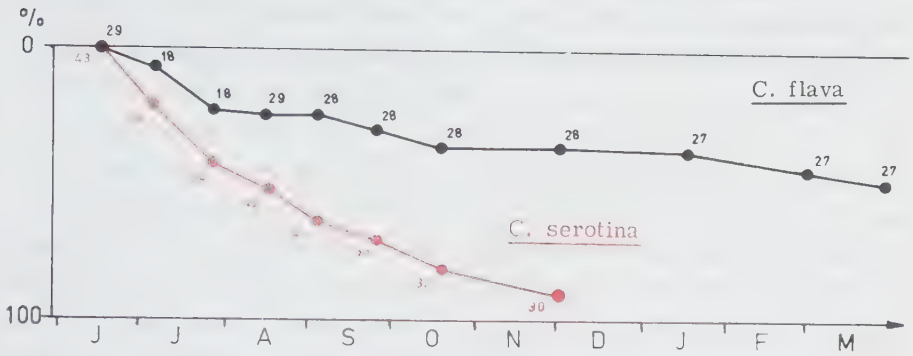
C. flava: Die durchschnittliche Zahl grüner Blätter von C. flava steigt von 4 im Mai auf 5-6 von Juli bis Mitte Oktober, erst dann reduzieren die vegetativen Sprosse ihren Photosyntheseapparat. Trotzdem nimmt die Zahl der braunen Blätter schon im Sommer deutlich zu. Vegetative Sprosse haben bis doppelt so viele Blätter wie fertile (Abb. 3.1.7.a.). Sie sterben auch viel langsamer ab. Die Mehrzahl überwintert. Erst im Frühjahr sind 50% der vegetativen Sprosse von C. flava tot (Abb. 3.1.8.). Da ich die restlichen nicht weiter beobachtete, kann ich nicht sagen, ob sie im zweiten Jahr zum Blühen kamen.

C. serotina: Die vegetativen Sprosse von C. serotina haben bis Ende Sommer durchschnittlich 3-4 grüne Blätter. Die braunen nehmen an Zahl linear zu (Abb. 3.1.7.b.). Mit ebensolcher Regelmässigkeit sterben die Sprosse von Ende Juni an ab. 50% sind bereits Mitte August tot. Bei C. serotina leben die vegetativen Sprosse (im Gegensatz zu C. flava) nur wenig länger als die fertilen, von einigen, besonders langlebigen, abgesehen (Abb. 3.1.8.).

Vergleich fertile Sprosse - vegetative Sprosse

In der folgenden Tabelle ist in jedem Feld oben die Reaktion von C. flava, unten die von C. serotina angegeben.

Abbildung 3.1.8.: Absterben vegetativer Sprosse im "Neuweier" 1975/76



Ordinate: Anteil tote Sprosse, Zahlen = Anzahl berücksichtigte Sprosse

Tabelle 3.1.1.:

Merkmal	fertile Sprosse	vegetative Sprosse
Blattwachstum	Hauptwachstum bis Ende Mai Hauptwachstum bis Mitte Mai und Ueberlebende noch bis im Juli	Hauptwachstum bis Anfang August
Entwicklung und Absterben der Blätter	Maximum grüner Blätter im Mai, selten mehr als 9 Blätter pro Spross Maximum grüner Blätter bis Anfang Juni, selten mehr als 8 Blätter pro Spross	Maximum grüner Blätter Juli bis Mitte Oktober, oft 9 und mehr Blätter pro Spross Maximum grüner Blätter Mai bis Mitte August, oft 8 und mehr Blätter pro Spross
Absterben der Sprosse	Ende August 50% tot Ende Juli 50% tot	folgendes Frühjahr 50% tot Mitte August 50% tot

Vegetative Sprosse leben bei C. flava bedeutend länger und tragen mehr und längere (auch breitere) Blätter als fertile Sprosse. Bei C. serotina dagegen werden vegetative nur wenig älter und haben etwas mehr, aber gleichlange Blätter wie fertile Sprosse. C. flava-Sprosse brauchen mehr Zeit, um ihren Lebenszyklus zu vollenden, als C. serotina-Sprosse. Es kann angenommen werden, dass fast die Hälfte der vegetativen Sprosse bis zum nächsten Frühjahr überlebt und dann nochmals eine Chance hat, Früchte zu produzieren. Bei C. serotina ist dies nicht der Fall. Sie zeigt eine deutliche Adaptation an kurzen Lebenszyklus. Sie muss als Pionier auf extremen Standorten möglichst schnell Samen hervorbringen, bevor sie beispielsweise durch Tritt zusehr geschwächt würde. An Stellen, die erst im Sommer trockenfallen, kann im kurzen Zeitraum bis Herbst eine ganze Sprossgeneration durchlaufen werden. Dies gilt natürlich auch für alle anderen C. serotina-Standorte. Von ihren Ende August markierten jungen Sprossen wären etwa die Hälfte noch im gleichen Jahr zur Fruchtreife gekommen, wenn die Stengel nicht vorher abgefressen worden wären. Die Ende August von C. flava markierten Sprosse dagegen hatten keine Zeit mehr, einen Stengel zu entwickeln. Es wurde nicht weiter verfolgt, ob sie im folgenden Jahr zum Blühen kamen, die Möglichkeit ist aber naheliegend.

In diesem Lichte müssen auch die Grössenunterschiede zwischen C. flava und C. serotina gesehen werden. Innerhalb der Artengruppe C. flava s.l. ist die grösste und konkurrenzstärkste Art am wenigsten r-Strategie. Sie nimmt sich Zeit, einen guten Photosyntheseapparat zu entwickeln und investiert dann viel Energie in das postflorale Stengelwachstum, welches für eine wirksame Samenverbreitung gebraucht wird (Kap. 3.3.). Die kleinste Art, C. serotina, wurde aber auf extreme r-Strategie selektioniert. Sie entwickelt einen minimalen Photosyntheseapparat (wenig kurzlebige, schmale Blätter), um möglichst schnell Früchte hervorzubringen. Anschliessend stirbt sie ab. Damit ist die Weiterexistenz der Population gesichert. In der sehr lückigen Vegetation, die sie braucht, ist es nicht nötig, auch den Platz zu "verteidigen". Bei C. flava dagegen ist das Halten des Platzes wohl etwa gleich wichtig wie eine gute Samenproduktion. Und bei vielen Gross-Seggen ist es die Hauptaufgabe, produzieren sie doch oft nur

noch wenige gute Samen, die in der Natur meist auch nicht zum Keimen kommen (Zusammenfassungen Kap. 3.4. und Unterkap. 3.5.2.). Shepherd (1975) beschreibt C. rostrata Stokes als einen solchen K-Strategen und vergleicht ihre Klone sogar mit Bäumen.

3.1.2. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen

Ich markierte rund zweihundert junge Sprosse in Kultur, pro Topf meist zwei. Für die statistische Auswertung benutzte ich aber nur die, welche sich eindeutig einer Art zuordnen liessen. Alle hybridogenen Sprosse liess ich weg.

In Abbildung 3.1.9. ist das Wachstum fertiler und vegetativer Sprosse gleichzeitig dargestellt. Die Höhe fertiler Sprosse ist der Abstand "Boden - Spitze des männlichen Aehrchens", die Höhe vegetativer Sprosse der Abstand "Boden - entfernteste grüne Blattspitze" (entspricht der "Blattlänge"). Als vegetative Sprosse wurden solche definiert, die während einer ganzen Vegetationsperiode keinen Stengel entwickeln. Häufig änderten vegetative Sprosse im zweiten Beobachtungsjahr ihren Status und kamen zum Blühen. Für die ganze Gruppe C. flava s.l. gilt folgende Regel:

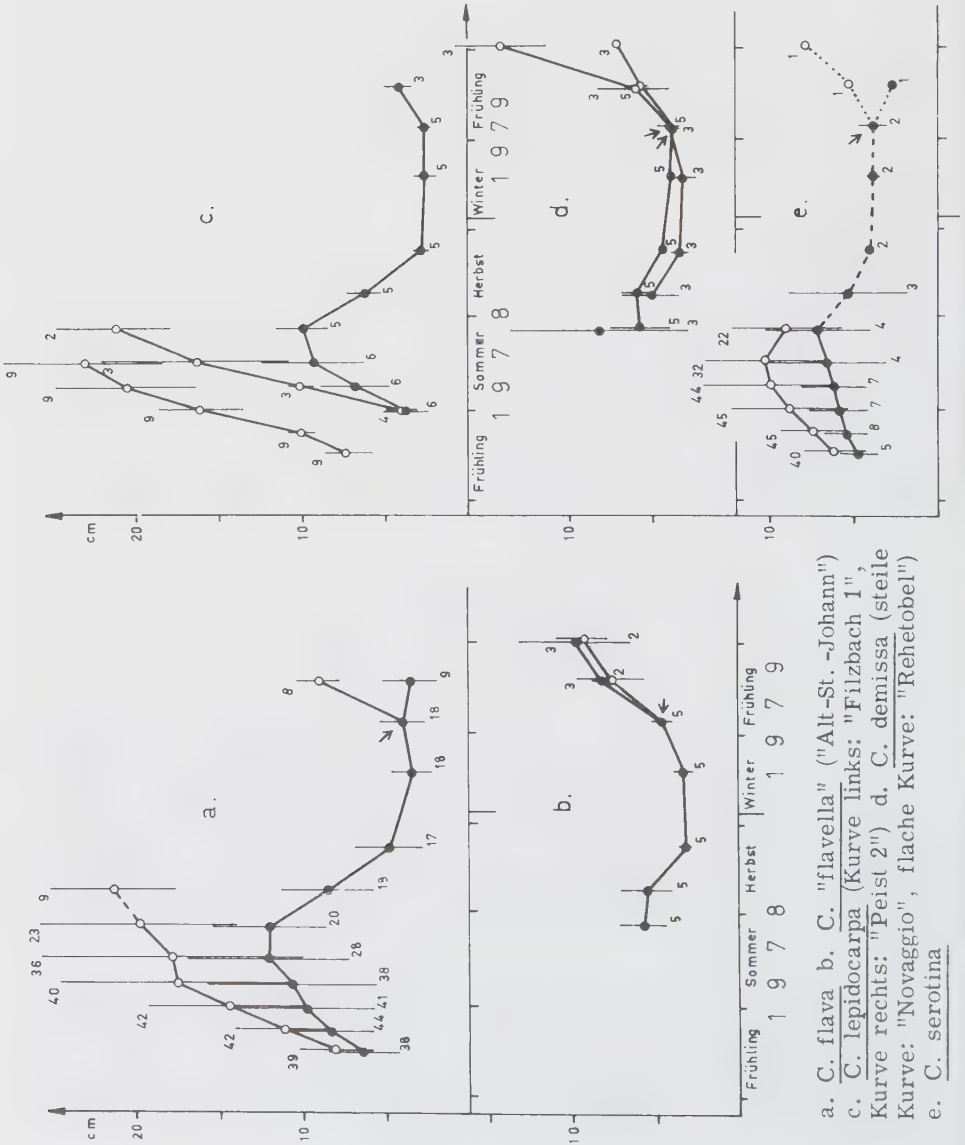
Es gibt einjährige und zweijährige Sprosse. Nach der Fruchtreife sterben sie ab. Vegetative Sprosse können überwintern. Wenn sie im zweiten Jahr keinen Stengel produzieren, so sterben sie ebenfalls, meist sogar früher, ab.

Erstaunlich ist, dass der Grossteil der markierten Sprosse ihren Lebenszyklus mit der Bildung von Früchten abschliessen konnten. Obwohl diese Beobachtung an kultivierten Pflanzen gemacht wurde, ist sie doch von Bedeutung. Das Fehlen von dauernd vegetativ bleibenden Sprossen zeigt, dass eine grosse Biomasse weniger wichtig ist als eine gute Samenproduktion. Das ist r-Strategie.

K-Strategie zeigt zum Beispiel die Gross-Segge C. rostrata. Nach Bernard (1977) erreichen ihre Sprosse selten das Maximalalter von zwei Jahren; nur 17% aller Sprosse überleben bis zur Fruchtreife. Dagegen werden bei C. rostrata stets neue Sprosse gebildet, so dass bei hohem Sprossumsatz

Abbildung 3.1.9.: Wachstumskurven fertiler und vegetativer Sprosse in Kultur 1978/79

Ordinate: "Blattlänge" vegetativer (●) bzw. Stengellänge fertiler (○) Sprosse; senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle, Zahlen = Anzahl gemessene Sprosse; Pfeil: Uebergang vegetativer in fertile Sprosse



a. C. flava b. C. "flavella" ("Alt-St.-Johann")
c. C. lepidocarpa (Kurve links: "Filzbach 1",
Kurve rechts: "Peist 2") d. C. demissa (steile
Kurve: "Novaggio", flache Kurve: "Rehetobel")
e. C. serotina

die absolute Dichte konstant gehalten werden kann. Bernard (1977) beobachtete ferner, dass die Sprosskohorten einer Vegetationsperiode sukzessive geringere maximale Höhen erreichen. All dies zeigt, dass bei K-Strategie die Entwicklung des Einzelsprosses im Interesse der Entwicklung des Gesamtbestandes zurückgestellt wird. Den umgekehrten Fall, nämlich besonders langlebige Sprosse, gibt Taylor (1956) an: Sprosse von C. flacca sind mehrjährig, blühen aber nur im 1. Jahr. Man kann hier natürlich ebenso wenig von r-Strategie sprechen wie bei C. rostrata.

Die Kurven der Abbildung 3.1.9. bestätigen zunächst einmal die für C. flava und C. serotina im "Neuweierh" gemachten Feststellungen (Unterkap. 3.1.1.). Das postflorale Stengelwachstum ist anscheinend ein Merkmal, das durch die Kultivierung wenig beeinflusst wird. Dies ist die Voraussetzung dafür, weitere Aussagen betreffend das Wachstum der andern Arten zu machen. Leider konnte ich erst Ende Sommer Sprosse von C. "flavella" und C. demissa markieren. Sie überwinterten alle und kamen im zweiten Jahr zum grossen Teil zum Blühen. Da die Messungen im Sommer 1979 abgebrochen werden mussten, kann man aus den Kurven der zwei Arten allein nicht viel sagen. Zusammen mit weiteren Beobachtungen in Kultur und an natürlichen Standorten ergibt sich aber folgendes Bild:

C. demissa wächst gleich wie C. serotina. (Sie kann auch wie diese im Sommer nochmals blühen.) Gesamthaft wird sie nur wenig grösser. Ausnahmen sind die Pflanzen von "Novaggio". Sie werden dort so gross wie C. flava, was sich nach einem Jahr in Kultur kaum geändert hatte. C. "flavella" zeigt kein apparentes postflorales Stengelwachstum. Besonders die extremsten C. "flavella"-Pflanzen von "Kerns" blieben während der Beobachtungsperiode auch in Kultur kleiner als C. serotina. Man darf daraus schliessen, dass es sich hier wenigstens zum Teil um eine genetische Anpassung handelt, denn bei C. lepidocarpa verloren sich modifikatorische Anpassungen bereits im ersten Jahr der Kultivierung (vgl. nächster Abschnitt).

C. lepidocarpa nimmt eine interessante Zwischenstellung ein: Ihr Stengel wächst wie bei C. flava postfloral weiter, ist aber fast so kurzlebig wie der von C. serotina. Trotz dieser schnellen Entwicklung blüht C. lepidocarpa

carpa nur einmal im Jahr. Die Pflanzen von "Peist 2" wurden in Kultur so gross wie die von "Filzbach 1", obwohl sie erst im späten Frühjahr am natürlichen Standort ausgegraben wurden. Die geringe Höhe, die sie dort erreichen, ist nur eine Standortsmodifikation. Die vegetativen Sprosse wuchsen gleich heran wie die von C. flava.

Die Arten (ohne C. demissa) hatten im Sommer signifikant verschieden hohe Stengel (Irrtumswahrscheinlichkeit $P < 0.01\%$). Der Vergleich ist aber nicht ganz gerechtfertigt, da je nach Herkunft die Pflanzen zu verschiedenen Zeiten ihre Maximalhöhe erreichten. In Tabelle 3.1.2. sind darum diese Maximalhöhen für C. flava, C. lepidocarpa und C. serotina in Kultur, aufgeteilt nach Herkunft, nochmals dargestellt.

Tabelle 3.1.2.: Maximalhöhen fertiler und vegetativer Sprosse von C. flava s.l. in Kultur (Werte in mm); Jahr: 1978

Art	Herkunft	fertile Sprosse			vegetative Sprosse		
		Anzahl	Mittel	Streuung	Anzahl	Mittel	Streuung
<u>C. flava</u>	Nussbaumen	4	251	51	3	158	76
	Amriswil 2	9	220	54	-	-	-
	Zürich	3	213	106	5	132	17
	Burgäsch	3	211	37	6	123	24
	Menzingen	3	157	38	5	133	32
	Schötz	5	148	56	4	164	18
	Rüte 2	5	147	32	-	-	-
	Kreuzlingen 1	3	110	133	-	-	-
<u>C. lepidocarpa</u>	Filzbach 1	9	232	48	-	-	-
	Peist 2	2	213	35	5	100	16
<u>C. serotina</u>	Wetzikon	7	140	65	-	-	-
	Benken 1	8	111	35	2	68	18
	Caslaro	4	104	37	-	-	-
	Kreuzlingen 2	9	96	26	-	-	-
	Erlach 2	8	92	14	-	-	-

Bemerkungen:

Von C. "flavella" und C. demissa wurden erst Ende Sommer 1978 Sprosse markiert, darum fehlen vergleichbare Maximalwerte. Als vegetative Sprosse gelten nur solche, die während einer ganzen Vegetationsperiode keinen Stengel entwickeln. Mehrere C. serotina-Sprosse waren bis im Hochsommer vegetativ und entwickelten erst dann einen Stengel. Sie wurden also zu den fertilen Sprossen gerechnet.

Bei C. flava ist die Spannweite vom grössten zum kleinsten Wert so gross, dass es einer Erklärung bedarf. Die Stöcke aus "Kreuzlingen 1" ertrugen die Kultivierung schlecht, einige gingen ein. Die von "Rüte 2" und "Menzingen" stammen von höhergelegenen Standorten, wo sie kleiner bleiben als im Mittelland. Vielleicht unterscheiden sie sich in der Höhe von andern C. flava genetisch ebenso wie C. "flavella". Dies bestärkt mich in der Ansicht, dass es sich bei C. "flavella" nur um einen systematisch minderwertigen Oekotypen von C. flava handeln könnte.

Zusammenfassung

Am Ende des Unterkapitels 3.1.1. wurden bereits die wichtigsten zusammenfassenden Bemerkungen zur Entwicklung von Einzelsprossen gemacht. Ich möchte nun in einer Tabelle die Verhältnisse für die ganze Artengruppe nochmals darstellen:

Tabelle 3.1.3.: Sprossentwicklung bei C. flava s.l. -Arten

Merkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. setrotina</u>
postflorales Stengelwachstum	+	-	+	-	-
rasche Stengelentwicklung	-	-	+	+	+
mehr als eine Stengelgeneration pro Jahr	-	-	-	+	+
überwinternde Sprosse	+	+	+	+	+

+ = vorhanden

- = nicht vorhanden

Ich habe die Arten in der Tabelle in eine Stufen-Reihe nach zunehmend kürzerem Lebenszyklus der Sprosse gestellt. Bei C. flava bleibt fast die Hälfte aller im Frühjahr markierten Sprosse im ersten Jahr vegetativ und überlebt mehrheitlich bis im zweiten Jahr, um dann noch zu blühen. Bei

C. serotina konnte ich nur einen einzigen solchen Spross beobachten. Ein Teil der im Frühjahr markierten Sprosse dieser Art bleibt zwar während der normalen Blütezeit im Mai ebenfalls vegetativ, stirbt jedoch fast gänzlich im selben Jahr ab. Die meisten dieser Sprosse entwickeln in Kultur im Sommer noch einen Blütenstand und setzen erfolgreich Samen an. (In der Natur scheint dies seltener der Fall zu sein.) Es ist somit lediglich eine Folge der Verkürzung des Lebenszyklus, dass C. demissa und C. serotina mehr als einmal pro Jahr blühen. Im Hochsommer bis Herbst erscheinende Sprosse überwintern bei allen Arten, ausser manchmal bei C. serotina, und kommen im nächsten Frühjahr zum Blühen. Leider kann ich nicht sagen, wie weit die im Frühjahr markierten jungen Sprosse zum Teil schon im Vorjahr erschienen waren und über den Winter ihr Wachstum einfach eingestellt hatten. Bei der Gross-Segge C. riparia Curtis ist Ueberwinterung Voraussetzung für die Stengelbildung (Bernard (1975)). Offenbar gilt dies auch für andere Gross-Seggen, die im Gewächshaus ohne kalte Stratifikation nicht zum Blühen gebracht werden können (Faulkner (1970), Shepherd (1975)).

Nach ihrer Sprossentwicklung müsste man annehmen, dass C. serotina und C. demissa die r-Strategen sind, C. flava und C. "flavella" etwas zwischen K- und r-Strategen, und dass C. lepidocarpa zwischen den beiden Gruppen steht. Die Beobachtung zeigt aber, dass C. lepidocarpa konkurrenzschwächer als C. demissa ist. Dies hängt mit der Schmalblättrigkeit zusammen, die für C. lepidocarpa und C. serotina typisch ist (vgl. z.B. Kap. 3.6., S. 128). Wegen der Diskrepanz zwischen Standortsbedürfnissen einerseits und Anpassung andererseits ist C. lepidocarpa in ihren Möglichkeiten, verschiedene Standorte zu besiedeln, stark eingeschränkt gegenüber den anderen Arten. In der Schweiz ist sie tatsächlich die seltenste Art der Gruppe.

Unter dem Gesichtspunkt der K- und r-Selektion scheint somit C. lepidocarpa von allen Arten der C. flava s.l. die schlechteste Strategie gewählt zu haben. Sie hat viele gute Eigenschaften eines K-Strategen aufgegeben, aber nur zum Teil mit solchen eines r-Strategen ersetzt. Trotzdem fand sie noch genug Refugien, um überleben zu können. Hier wird sie offenbar

von C. serotina nicht bedrängt, da diese als extremer r-Strategie an sich nicht in Konkurrenz mit andern Pflanzen tritt.

3.2. BLUETENBIOLOGIE

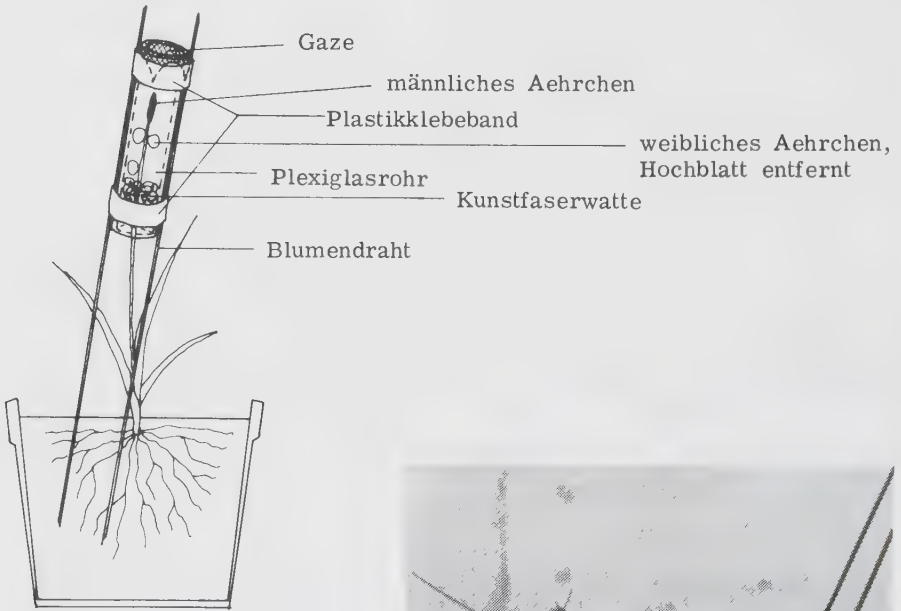
Material und Methoden

Die heterostachen Carex-Arten eignen sich sehr gut für Versuche zur Pollenübertragung. Es genügt, die männlichen Aehrchen wegzuschneiden, um Selbstbestäubung zu verhindern. Missbildungen, bei denen die weiblichen Aehrchen an der Spitze noch einige Staubblätter tragen, sind bei C. flava s.l. relativ selten, und praktisch immer findet man nur ein männliches Aehrchen am Ende des Stengels.

Da die Pollenkörner aller C. flava s.l.-Arten nur $40\mu\text{m}$ messen und vom Wind verbreitet werden, braucht es sehr engmaschige Gaze, um die Narben vor nicht gewollter Bestäubung zu schützen. Die verwendete Nybolt-Gaze hat eine Maschenweite von $20\mu\text{m}$ und noch 16 % freie Oberfläche. Bei den ersten Versuchen (1975) wurden ganze Pflanzen oder Blütenstände (bei Kreuzungen sogar zwei Pflanzen) in einem Gazebeutel verpackt. Aus Platzgründen wurden einige Stengel beim Wachsen zickzackförmig gebogen. Auf die Vitalität scheint das keinen Einfluss zu haben.

1978 fand ich eine Lösung, die das Nachführen der Beutel während des Stengelwachstums erlaubt (Abb. 3.2.1.). Ein mit Plastikklebeband an zwei Blumendrähnen befestigtes Rohr aus Plexiglas wird über den jungen Blütenstand gestülpt. Um Kondenswasserbildung zu verhindern, werden zuvor alle Hochblätter abgeschnitten (Faulkner (1973)). Unten wird das Rohr mit unbenetzbarer Kunstfaserwatte abgedichtet. Nur das obere Ende schliesst man mit Nybolt-Gaze. Bei einer künstlichen Bestäubung muss dieses Gazestück für kurze Zeit entfernt werden. Die Pollenkörner kann man direkt mit einem abgeschnittenen Blütenstand auf die Narben übertragen. Das Rohr kann

Abbildung 3.2.1.: Versuchsanordnung für künstliche Bestäubung



a. Versuchsanordnung für Selbstbestäubung

b. Versuchsanordnung für Fremdbestäubung oder Agamospermie (männliches Aehrchen entfernt)



bis zu seiner Entfernung bequem entlang der Drähte hochgeschoben werden, damit der Stengel im Wachstum nicht behindert wird.

Diese zweite Methode wendete ich im Versuchsgarten an, wo die Pflanzen eingetopft waren und einzeln behandelt werden konnten.

Die Versuche 1975 machte ich mehrheitlich am natürlichen Standort. Dadurch wurde eine genaue Kontrolle verunmöglicht.

3.2.1. Entwicklung des Blütenstandes

Zur Entwicklung des Blütenstandes wurde bereits im vorangegangenen Kapitel (3.1.) das Wichtigste gesagt. C. flava, C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina beginnen im Mai zu blühen, C. "flavella" einige Wochen bis zwei Monate später, je nach Höhenlage. (Ins Tiefland versetzte C. "flavella" blühen früher oder zur gleichen Zeit wie C. flava.) Die beiden kleinsten Arten C. demissa und C. serotina bringen bis im Sommer Blütenstände hervor. Bei den andern Arten geschieht dies höchst selten.

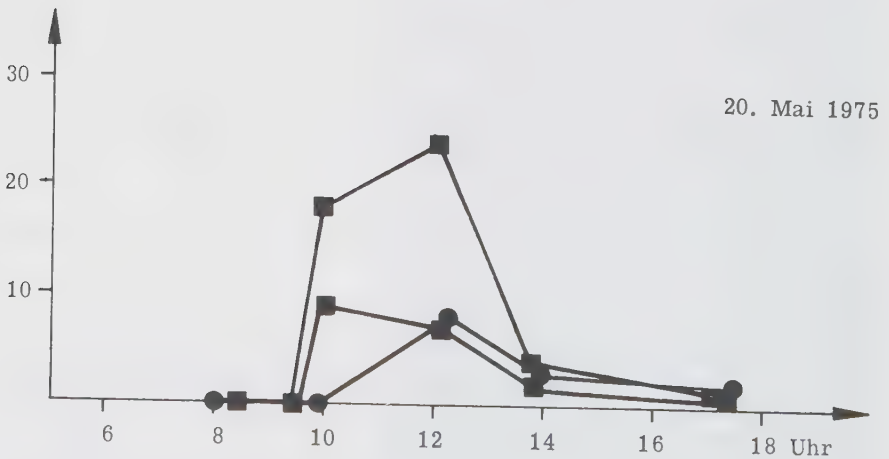
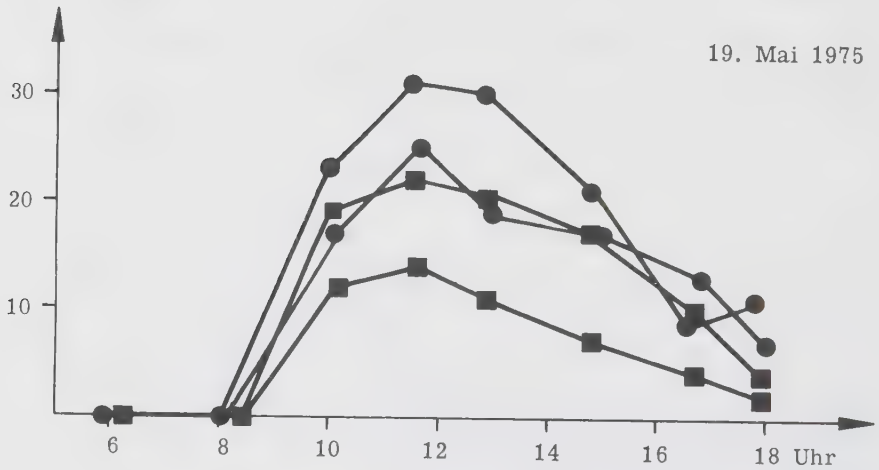
Die Narben erscheinen immer vor den Antheren. Das männliche Aehrchen blüht von unten nach oben auf.

Die Früchte reifen im Juli, bei C. demissa und C. serotina entsprechend der längeren Blütezeit auch noch bis in den Herbst hinein.

3.2.2. Aktivität männlicher Aehrchen im Tagesablauf

Am 19. und 20. Mai 1975 zählte ich in vier Quadraten von 50 cm Seitenlänge im "Neuweiher" zu verschiedenen Tageszeiten die Anzahl Pollen abgebender Sprosse aus. An beiden Tagen herrschte sonniges Wetter. Die Resultate sind in den Kurven der Abbildung 3.2.2. dargestellt. C. flava und C. serotina begannen um 09.00 Uhr Pollen freizugeben. Um die gleiche Zeit war der letzte Tau verdunstet. Noch vor Mittag wurde das Aktivitätsmaximum erreicht, nachher gaben die Pflanzen bis zum Abend nur noch wenig Pollen ab. Am zweiten Tag war die Pollenabgabe auf den gleichen Probenflächen viel geringer. Offenbar hatten die meisten Sprosse ihren Pollen schon am ersten Beobachtungstag verstäubt. Eine männliche Aehre scheint

Abbildung 3.2.2.: Anzahl Pollen abgebender Sprosse (bei Berührung) pro Quadrat von 50 cm Seitenlänge (Ordinate) in Abhängigkeit von der Tageszeit



Erklärungen:

- : 2 Quadrate mit C. flava (eines davon wurde am zweiten Tag nach 10.00 Uhr abgeerntet)
- : 2 Quadrate mit C. serotina

höchstens zwei Tage lang aktiv zu sein. (Taylor (1956) gibt für C. flacca 2-3 Tage an.) Es wäre also möglich, dass an homogenen Standorten der ganze Bestand in einigen Tagen abblüht. Wie dieses Phänomen mit der Protogynie in Einklang zu bringen wäre, ist mir nicht völlig klar. Allerdings ist Fremdbestäubung bereits möglich, wenn eine Pflanze nur einige Stunden vor der Nachbarpflanze Pollen freigibt. Es soll im folgenden noch gezeigt werden, dass Verhinderung von Selbstbestäubung bei C. flava s.l. nicht der Zweck der Protogynie sein kann.

3.2.3. Lebensdauer von Narben und Pollen

Protogynie kann Selbstbestäubung nur dann ausschliessen, wenn die Narben absterben, bevor der eigene Pollen reif wird. Die Zeitspanne von der Narbenentfaltung bis zum Erscheinen der Staubbeutel kann bei C. flava s.l. verschieden gross sein, im allgemeinen jedoch nicht grösser als vier Tage.

Bei allen Versuchen zeigte sich nun, dass auch noch später die Bestäubung regelmässig Samenansatz ergibt. Ein eingebeuteltes C. serotina-Individuum vom "Neuweier" konnte ich sogar mindestens zwölf Tage nach der Entfaltung der Narben erfolgreich bestäuben. Bei den im Unterkapitel 3.2.5. beschriebenen Versuchen fiel auf, dass unbestäubte Narben mehrere Wochen weiss und turgeszent bleiben und nicht abfallen, obwohl der Fruchtschlauch normal weiterwächst. Nach Faulkner (1973) sind bei der von ihm untersuchten C. -Sektion Acutae die Narben ca. eine Woche lang bestäubungsfähig, solange nämlich, als sie weiss und turgeszent bleiben.

Die Lebensdauer des Pollens habe ich nicht näher untersucht. Ein C. serotina-Spross, der am 27. Juni 1975 mit Pollen vom 21. Mai 1975 bestäubt worden war, ergab eine Frucht. Shepherd (1975), der mit Arten der C. -Sektion Vesicariae arbeitete, konnte bei 4⁰C aufbewahrten Pollen länger als einen Monat befruchtungsfähig erhalten.

3.2.4. Samenansatz

In Unterkapitel 6.1.4. werde ich ausführlich auf den Samenansatz bei C. flava s.l. eingehen. Alle Arten der Gruppe setzen normalerweise über

70 % guten Samen an. Geringeren Samenansatz zeigen Pflanzen im Schatten oder grundständige weibliche Aehrchen. Kultivierung hat dagegen nur einen geringen negativen Einfluss auf den Samenansatz.

3.2.5. Apomixis

Crétin und Bidault (1974) fanden für C. flava die haploiden Chromosomenzahlen 30 und 33 und für C. serotina 30, 33 und 35. Da sie keinen Zusammenhang zum Aussehen der Pflanzen nachweisen konnten, vermuteten sie Apomixis als Ursache dieser Diskrepanz. Johnson (1966) beschreibt Bulbilden in Blattachseln von C. ebenea Rydb., kennt aber keinen Fall von Agamospermie bei Carex. Auch mir ist kein Fall von Agamospermie oder Adventivembryonie bei Carex bekannt.

Um die Hypothese von Crétin und Bidault zu prüfen, entfernte ich bei jungen Blütenständen das männliche Aehrchen und brachte die weiblichen Aehrchen in einen Beutel, der erst zur Zeit der Fruchtreife normal bestäubter Sprosse wieder geöffnet wurde. In Versuchen 1975 mit Pflanzen vom "Neuweier" setzten weder C. flava noch C. serotina Samen an. 1978 konnten die Ergebnisse an eingetopften Individuen bestätigt werden (siehe Tab. 3.2.1.).

Tabelle 3.2.1.: Agamospermieversuche 1978

Art	Herkunft	Anzahl Samen entwickelt	Anzahl Samen unentwickelt
<u>C. flava</u>	Saignelégier 1	0	47
	Schötz	0	50
	Zürich	0	50
	Filzbach 2	0	35
<u>C. lepidocarpa</u>	Disentis	0	50
<u>C. demissa</u>	Mels 1	0	50
<u>C. serotina</u>	Wetzikon	0	50
	Wetzikon	0	25
	Erlach 1	0	50
	Erlach 2	0	50
	Benken 1	2	48
<u>C. flava x C. demissa</u>	Mels 2	0	50

Nur ein Spross von "Benken 1" setzte zwei Samen an. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Verunreinigung mit Pollen, denn die zwei Früchtchen sassen direkt nebeneinander an der Spitze des untersten weiblichen Aehrchens. An dieser Stelle werden in Ausnahmefällen auch noch einige männliche Blüten entwickelt. Durch Agamospermie entstandene Samen müssten dagegen mehr zufällig über das Aehrchen verteilt sein.

Die Apomixisversuche zeigen im übrigen, dass durch die Einbeutelung Fremdpollen wirksam abgehalten wird.

3.2.6. Selbstbestäubung (Abb. 3.2.5.)

Bei den Autogamieversuchen wurden jeweils ganze Blütenstände eingebeutelt und zur Bestäubung sich selbst überlassen. Bei allen Arten der Gruppe ergibt Selbstbestäubung hohen Samenansatz. Er hängt vor allem davon ab, welche Stellung das männliche Aehrchen gegenüber den weiblichen im Beutel hat. Ein schräg stehender Spross hat den geringeren Samenansatz als ein gerade stehender, da der Pollen vom männlichen Aehrchen direkt nach unten rieselt und dabei nur auf einen Teil der weiblichen Aehrchen gelangt. Dies war vor allem bei der Methode von 1975 der Fall, wo der Stengel im Beutel gefaltet wurde.

In Natur sind stärkere Windbewegungen vorhanden. Trotzdem könnten sie in manchen Fällen sogar für die Selbstbestäubung aller Aehrchen zu schwach sein. So sind für die abgerückten untersten Aehrchen der kleinwüchsigen Art C. demissa die Bestäubungschancen tatsächlich geringer als für die oberen. Bei sechs untersuchten Pflanzen der Art war in jedem Fall der Samenansatz unten geringer als oben. Das entsprechende Phänomen wurde von Krattinger (1975) bei Typha-Arten beschrieben.

F1-Bastarde und die kryptischen Rückkreuzungen von "Kaltbrunn" setzen nach Selbstbestäubung keine Samen an. Die Samen von selbstbestäubten Pflanzen haben normale Keimraten (siehe Unterkap. 3.4.4., Tab. 3.4.5.).

3.2.7. Fremdbestäubung

Alle C. flava s.l. -Arten sind protogyn und setzen nach Fremdbestäubung

Abbildung 3.2.5.: Samenansatz selbstbestäubter Sprosse in Kultur 1978

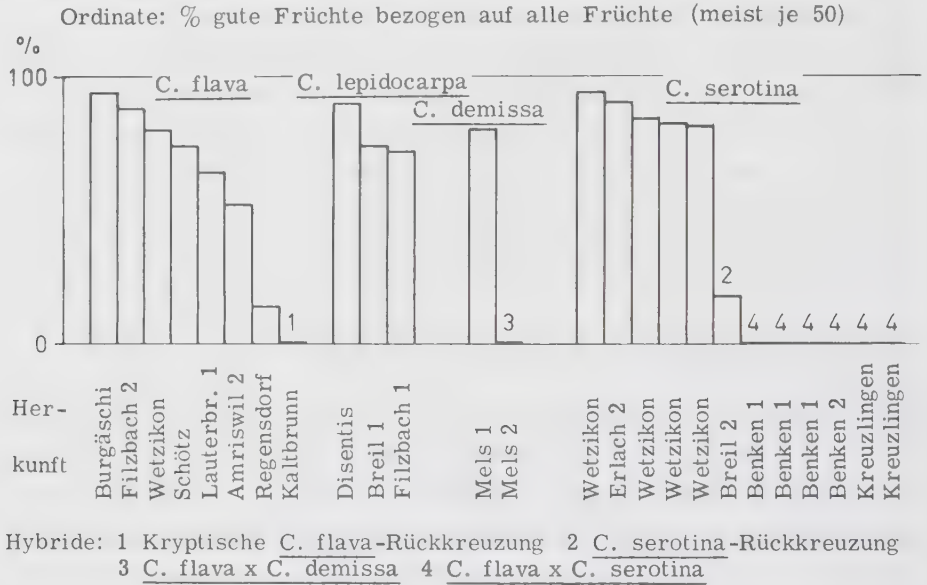
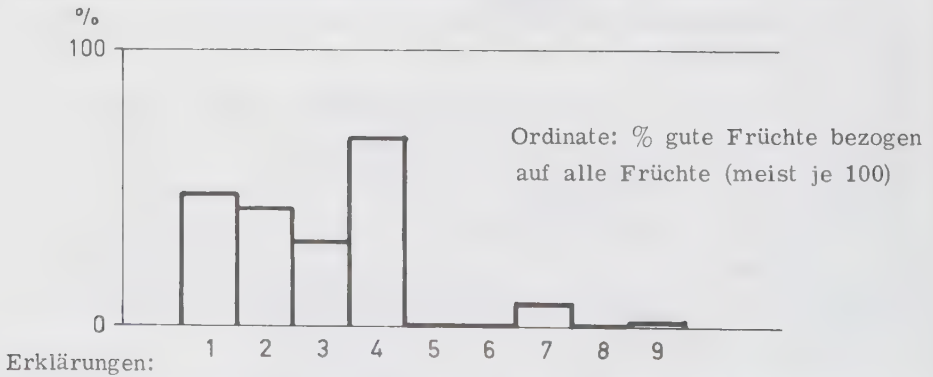


Abbildung 3.2.6.: Pollenreichweite von *C. flava* im "Neuweiher" 1975



An 9 Stellen wurde bei *C. flava*-Sprossen vor der Blütenzeit das männliche Aehrchen entfernt und der Samenansatz zur Fruchtzeit bestimmt. Die Sprosse hatten folgende Abstände von den nächsten Stöcken mit männlichen Aehrchen:

1: 0 m; 2: 4 männl. Aehrch. im gleichen Stock; 3: Je 1 männl. Aehrch. nach 0 m, 1 m und 1.5 m, weitere mehr als 2 m entfernt; 4: 1 männl. Aehrch. im gleichen Stock, weitere nach 2 m Abstand; 5: 1 männl. Aehrch. nach 0.1 m; 6: Männl. Aehrch. nach 0.2 m und mehr als 0.5 m; 7: Population nach 0.8 m beginnend; 8: 1 männl. Aehrch. nach 1.5 m; 9: Keine männl. Aehrch. in der näheren Umgebung

Samen an. Dabei spielt es keine Rolle, ob der Pollen von der eigenen oder einer fremden Art kommt (vgl. Kap. 6.2., Tab. 6.2.1.). Die Samenansätze sind aus versuchstechnischen Gründen niedriger als bei Selbstbestäubung: Während bei dieser das männliche Aehrchen seinen Pollen auf natürliche Weise ausschütten kann, gelingt das Abstreifen des Pollens von einem geschnittenen fremden Blütenstand auf die Narben nicht schön regelmässig.

Wie später (Unterkap. 6.1.4., Tab. 6.1.5.) dargelegt wird, setzen F1-Bastarde und die Rückkreuzungen von "Kaltbrunn", auch nach Fremdbestäubung mit gutem Pollen keine Samen an. Ihre Samenanlagen sind also völlig steril. (Zur Pollenfertilität von Hybriden vgl. Unterkap. 6.1.4., Tab. 6.1.6.)

Die Bedeutung der Fremdbestäubung am natürlichen Standort untersuchte ich 1975 im "Neuweier". Bei knospenden Sprossen von C. flava (vor allem einzeln stehenden) entfernte ich die männlichen Aehrchen. Keine dieser Pflanzen erreichte normalen Samenansatz. Mit zunehmendem Abstand zu den nächsten intakten männlichen Aehrchen sinkt der Samenansatz sehr schnell (Abb. 3.2.6.). Für C. flava hat Fremdbestäubung nur in dichten Populationen grössere Bedeutung als Selbstbestäubung.

Das zeigt sich noch ausgeprägter bei C. serotina, der kleinsten Art der Gruppe. Sie wächst jedoch normalerweise in dichteren Populationen als C. flava. Die Bestäubung von C. serotina durch C. flava wird durch den Grössenunterschied begünstigt. Bastarde findet man regelmässig in Ueberschneidungszonen der beiden Arten. Im Versuchsgarten lag der Samenansatz von C. serotina bei durchschnittlich 10 %, wenn die nächsten männlichen Aehrchen (vor allem C. lepidocarpa und C. flava) 1-3 m entfernt waren. Die Verhältnisse sind jedoch denen in Natur nur schlecht vergleichbar.

Zusammenfassung

C. flava s.l. hat eine einheitliche Blütenökologie. Hauptblütezeit ist Mai, im Juli sind die Früchte reif. C. serotina und C. demissa können allerdings noch bis im Sommer fertile Sprosse treiben, die dann auch noch Samen ansetzen.

Samen können sich nur nach Befruchtung entwickeln. F1-Bastarde setzen keine Samen an. Rückkreuzungen ergeben keine oder weniger Samen als reine Arten (Unterkap. 6.1.4., Tab. 6.1.5.). Genetische Inkompatibilitätssysteme zwischen den Arten gibt es nicht. An Standorten, wo die ökologischen Bedingungen zwei oder mehr Arten nebeneinander zulassen, fehlt scheinbar eine wirksame Isolation. Die geringe Pollenreichweite und die zweite Blütenzeit (der beiden kleinwüchsigen Arten) verlangsamten aber doch die Entstehung von Bastardschwärmen.

Trotz Protogynie ist der Anteil allogam entwickelter Samen nicht grösser als der Anteil autogam entwickelter. Zur Blütenzeit sind die Stengel selten höher als 25 cm. Stellt man in Betracht, dass die bodennahe Luftschicht ziemlich strömungsfrei ist (Rempe (1937)), so muss man annehmen, dass die meisten Pollenkörner direkt nach unten fallen und nur wenige die Chance erhalten, fortgetragen zu werden. Für diese Annahme sprechen die Versuche zur Pollenreichweite von C. flava. Die Bestäubung bei C. flava s.l. läuft also nach folgendem Schema ab: In den ersten zwei bis drei Tagen werden etwa 50 % der weiblichen Blüten (im Durchschnitt) von fremdem Pollen bestäubt. Nachher streut das eigene männliche Aehrchen seinen Pollen aus. Er rieselt auf die direkt unter ihm liegenden weiblichen Aehrchen hinunter und bestäubt dabei den Rest des weiblichen Blütenstandes nahezu vollständig.

Kompatibilitätsexperimente bei Carex-Arten wurden bisher nur von Faulkner, Shepherd und Handel gemacht. Handel (1976) konnte für C. pedunculata Muehlenb. Autogamie als Adaption an die Myrmekochorie nachweisen. Da diese Pflanze meist einzeln auf Baumstrünken keimt, wird sie nur selten fremdbestäubt. Mit einer Ausnahme waren alle der von Faulkner (1973) untersuchten Arten der C.-Sektion Acutae selbstinkompatibel. Diese Ausnahme, C. paleacea Wahlenb., ist zugleich die einzige Art der Gruppe, bei der die Blätter länger als der Stengel sind und dadurch die Fremdbestäubung erschweren. Genau dies trifft auch für C. flava s.l. zur Blütenzeit zu, mit Ausnahme von C. lepidocarpa, C. rostrata und C. vesicaria L. sind weitgehend selbstinkompatibel (Shepherd (1975)). Shepherd zeigt, dass bei C. rostrata vegetative Vermehrung weitaus wichtiger ist als sexuelle Fortpflanzung und dort zu grossen, jahrzehntealten Klonen führen könnte, inner-

halb derer Befruchtung dann nicht mehr möglich wäre. Dies dürfte jedoch nur für einige bestandbildende Gross-Seggen zutreffen. Wenn Shepherd seine Hypothese auf die ganze Gattung Carex ausdehnen will, so unterschätzt er dabei die Vielfalt der Lebenszyklus-Strategien in dieser Pflanzengruppe.

3.3. VERBREITUNG DER DIASPOREN

Material und Methoden

Zur Art und Weise der Verbreitung von Diasporen bei C. flava s.l. machte ich wenig Versuche. Die meisten Erkenntnisse fielen als Beiprodukte anderer Untersuchungen an. So müssen in diesem Kapitel das postflorale Stengelwachstum und die Veränderungen im "Neuweiher" diskutiert werden. Viele Beobachtungen wurden schon 1975 im "Neuweiher" gemacht. Dadurch ist es möglich, nebst den Gemeinsamkeiten bezüglich ihrer Verbreitung auch auf Unterschiede zwischen den Extremen (C. flava und C. serotina) einzugehen.

Unter dem Begriff Frucht verstehe ich in diesem Kapitel die Verbreitungseinheit, also meist den Schlauch mit dem Samen, selten letzteren allein.

3.3.1. Art der Vermehrung

In den Kapiteln 3.5., 3.6. und 4.3. werden populationsdynamische Aspekte von C. flava s.l. behandelt. Für die ganze Artengruppe gilt, dass in der Natur sowohl vegetative Vermehrung durch Ausläufer (Horstbildung) als auch sexuelle Vermehrung durch Samen eine Rolle spielen. Entsprechend dem Gradienten zunehmender r-Strategie steigt der Anteil der sexuellen Vermehrung von C. flava/C. "flavella" über C. lepidocarpa und C. demissa zu C. serotina. Keimlinge findet man stets nur ausserhalb von Horsten.

3.3.2. Physikalische Dispersionsmechanismen

Selbstverbreitung

Die Fruchtschläuche mit den reifen Samen fallen einzeln zu Boden. Bei den steif-aufrechten Stengeln von C. serotina liegen sie dann direkt neben dem Spross. Bei C. flava dagegen neigen sich die durch postflorales Wachstum verlängerten Stengel im reifen Zustande radial nach aussen. (Die Sprosse stehen im Horst von Anfang an nach aussen.) Die Früchtchen werden somit in einem Kreisring um die Horstmitte ausgestreut, dessen Radius der Stengellänge entspricht. So können in einer Generation bis über 50 cm Distanz zur Mutterpflanze überwunden werden. Das langsame aber deutliche Flächenwachstum von C. flava-Mikrofazies im "Neuweier" (Abb. 4.3.1.a.) demonstriert auf eindruckliche Weise die Bedeutung dieser Art der Ausbreitung.

Die von Handel (1976) untersuchten Carex-Arten C. pedunculata, C. platyphylla Carey und C. plantaginea Lam. legen ihre Samen auf gleiche Art wie C. flava ab¹. Dies scheint für viele Kleinseggen der Fall zu sein; bekannt ist es von C. silvatica Hudson, und bei C. pallescens L. konnte ich es ebenfalls beobachten. Innerhalb der Artengruppe C. flava s.l. zeigt noch C. lepicocarpa ein ausgeprägtes postflorales Stengelwachstum.

Wind

Windverbreitung bei Seggen kommt z.B. bei C. flacca vor (Taylor (1956)). Sicher werden auch die Früchte anderer Arten manchmal vom Wind weggerollt. Für C. serotina hat dies eine Bedeutung, da sie vegetationsarme Stellen bevorzugt, die dem Wind frei zugänglich sind. (Onyekwelu (1972) beschreibt das Verbreitungsmuster von C. serotina in Dünen.) C. serotina ist auch die Art der Gruppe mit den kleinsten Schläuchen und den stärkst-reduzierten Schnäbeln. C. flava mit ihren langen, gebogenen Schläuchen ist als Windroller nicht geeignet. Grosse Bedeutung erlangt der Wind in Zusammenhang mit Wasserverbreitung: Schwimmende Schläuche können fortgetrieben werden.

¹ Die Diasporen von C. pedunculata werden dann durch Ameisen fortgetragen.

Wasser

Abbildung 4.3.1.b. (Kap. 4.3.) gibt einen Ausschnitt aus den Spezieskarten vom "Neuweiher" von C. serotina wieder: Am nördlichen Rand des langen Weihers ist sie häufiger als am südlichen. Zuerst müssen Früchtchen dem Weg entlang zum Tümpel getragen worden sein (vgl. nächstes Unterkapitel). Das südliche Ufer kann nicht betreten werden, da es zu steil ist. Mit grosser Wahrscheinlichkeit ist C. serotina über das Wasser dahingelangt.

Früchtchen von C. flava s.l. schwimmen länger als einen Monat. Abgesunkene Samen können auch unter Wasser keimen. Wasserverbreitung ist vor allem bei C. serotina von Bedeutung, da sie oft an Weiher- und Tümpelrändern vorkommt. Zur Zeit der Samenreife im Sommer ist der Wasserstand niedrig. Im Herbst steigt er und die abgefallenen Schläuche werden weggeschwemmt.

Für die in "Breil 1" wachsenden C. flava s.l.-Pflanzen ist Wasserverbreitung die wichtigste Verbreitungsart. Der Standort ist fast stets überschwemmt.

3.3.3. Biologische Dispersionsmechanismen

3.3.3.1. Epizoochorie

Mensch (und Wild):

Für C. flava ist die Chance klein, mit Menschen oder Wild in Berührung zu kommen. Sie wächst nie auf Wegen. Bei C. serotina aber ist zu erwarten, dass diesen Ausbreitungsvektoren einige Bedeutung zukommt, denn sie wächst oft direkt auf Wegen. Betrachten wir wieder einen Ausschnitt aus den Spezieskarten vom "Neuweiher" (Abb. 4.3.1.b., Kap. 4.3.): Mit Ausnahme des westlichsten wurden die vier grossen Tümpel von C. serotina 1974 oder 1975 besiedelt. (Diese drei Tümpel wurden nämlich erst im Frühjahr 1974 ausgehoben.) Sie liegen alle neben dem meist-begangenen Weg. Oft werden von Spaziergängern zu Beobachtungszwecken auch die Ränder der Tümpel betreten. Die grossen Populationen von C. serotina liegen westlich der vier Tümpel. Die deutliche Häufigkeitsabnahme von West nach Ost bestätigt, dass Früchtchen aus dieser Richtung zugetragen werden.

Ich sehe diesen Befund als Beweis dafür an, dass C. serotina sehr effektiv von Mensch (und Wild) verbreitet wird.

Nasse Schläuche von C. flava s.l. haften an allen nassen Gegenständen oder verkleben mit Erde an diesen. So können sie von Mensch und Tier fortgetragen werden, bis sie wieder abgestreift werden oder beim Antrocknen abfallen. Nach Vlaming & Proctor (1968) bleibt Schmutz bis zu 30 Minuten an Wasservögeln haften. Demzufolge wäre es möglich, dass epizoochor auch Distanzen von mehreren Kilometern überwunden werden könnten.

Insekten (und andere niedere Tiere):

Ich konnte z.B. zufälligerweise einmal eine fleissig umherkriechende Blattwanze beobachten, die einen C. flava-Schlauch auf ihren Flügeldecken trug.

Sicher haben kleine Tiere eine Bedeutung für die Verbreitung der Früchtchen von C. flava s.l. über kurze Distanzen. Sie ist aber schwer festzustellen.

3.3.3.2. Endozoochorie

Die bisher erwähnten Verbreitungsmittel haben mit Ausnahme vielleicht der Epizoochorie durch Vögel eine geringe Reichweite. Trotzdem trifft man C. flava s.l. an den meisten Stellen, wo man sie vom Standort her erwartet. Da diese speziellen Nassstandorte in der Schweiz isoliert vorkommen und grösstenteils nicht Relikte einstmals zusammenhängender Gebiete sind, muss es auch eine Verbreitung über grössere Distanzen geben. Die Besiedelung neu entstandener freier Flächen ist für r-Strategen wie C. serotina lebenswichtig, denn an vielen ihrer Standorte können sie nur im Initialstadium der Gesellschaftsentwicklung wachsen.

Als Fernverbreiter von C. flava s.l. kommen nur Wasservögel ernsthaft in Frage. Zwar wurden Fruchtstände von C. flava im "Neuweiher" auch von Rehen verbissen, ob auf diese Weise eine Verbreitung möglich ist, konnte jedoch nicht nachgewiesen werden.

Es ist bekannt, dass Stockenten (Anas platyrhynchos L.) Samen von Cyperaceen fressen: Sie weiden sie auf dem Wasser ab, picken sie vom Boden auf, oder ziehen ganze Fruchtstände durch Hochspringen nach unten und quetschen dann die Samen aus den Früchtchen (Hauri (1962)). In Mägen von

Blesshühnern (Fulica atra L.) fand man Samen und Sprosssteile von Carex-Arten (Burckhardt (1962)). Die beiden Vogelarten kommen in der Schweiz auch an C. flava s.l.-Standorten vor. Die Stockente übertrifft dabei das Blesshuhn bei weitem und muss als wahrscheinlichster Verbreiter betrachtet werden.

In einem kleinen Versuch mit domestizierten Stockenten (Anas platyrhynchos) wollte ich abklären, wie gut Früchtchen (C. "flavella" von "Alt-St. - Johann") den Verdauungstrakt passieren. Drei Enten wurden am 31. 12. 1978 um 14.30 Uhr mit einigen Tausend Früchtchen gefüttert. Nach 6 Stunden wurde der Kot am Fressplatz eingesammelt, nach 18 Stunden nochmals ausserhalb desselben. Der Kot wurde in Gaze ausgewaschen und dann unter der Stereolupe genau untersucht. Allgemein wird gesagt, dass die Verweildauer der Nahrung im Verdauungstrakt von Enten höchstens einige Stunden beträgt. Im Kot fand ich folgendes wieder:

	6 h nach Fütterung	18 h nach Fütterung
ganze Schläuche mit Samen	12	9
ganze Schläuche steril ¹	17	12
aufgeschlitzte Schläuche mit angedauten Samen	3	1
aufgeschlitzte Schläuche ohne Samen	0	2
Schlauchfragmente	4	ca. 1
intakte Samen	0	1
Samenfragmente	ca. 4	ca. 7

Da 6 Stunden nach der Fütterung am Futterplatz selbst der Kot gesammelt wurde, sind die Zahlen in der ersten Kolonne eventuell nicht genau. Enten "spritzen" beim Fressen (die Früchte wurden mit Wasser verabreicht), und sie erbrechen oft nach einem grossen Mahl (Vlaming & Proctor (1968)).

Aus diesen Resultaten muss der Schluss gezogen werden, dass die C. "fla-

¹ Leider war ein grosser Teil der im Versuch verwendeten Früchte steril (84 %), was erst nachträglich bemerkt wurde.

vella"-Früchte entweder sehr vollständig verdaut wurden, oder dass sie nach 18 Stunden den Verdauungstrakt noch nicht verlassen hatten. Für letzteres sprechen Beobachtungen von Vlaming & Proctor (1968), wonach Cyperaceenfrüchte in Stockenten durchschnittlich maximal 10 bis 93 Stunden verweilen. Obwohl der Kot zu früh gesammelt wurde und es sich um domestizierte Stockenten handelt, liegen doch einige Tatsachen vor:

1. Einige Schläuche passierten den Verdauungstrakt unversehrt.
2. Einige Samen wurden weitgehend verdaut.
3. Unversehrte Schläuche schwimmen noch.

Die Keimfähigkeit der Samen, die den Verdauungstrakt passierten, wurde getestet, es liegen jedoch keine eindeutigen Ergebnisse vor.

Zusammenfassend lässt sich soviel sagen, dass Endozoochorie mit Stockenten theoretisch funktioniert. Ihre Bedeutung für C. flava s.l. in der Natur lässt sich aber nur indirekt abschätzen. Das seltene Fehlen von C. flava s.l. an für sie günstigen Standorten beweist anscheinend die Wirksamkeit der endozoochoren Verbreitung durch Wasservögel. Als anderen Beweis sehe ich die Situation im "Neuweiher". Hier gibt es im grossen Steifseggensumpf (Caricetum elatae) viele einsame Stöcke von C. flava, und wo in dieser Gesellschaft günstige Bedingungen geschaffen werden, kann plötzlich C. serotina auftreten (Kap. 4.3.). Wenn es stimmt, dass C. flava s.l. -Samen im Boden jahrzehntelang keimfähig bleiben (Unterkap. 3.4.2.), so könnte sich an Nassstandorten mit der Zeit ein beträchtliches Potential latent vorhandener C. flava s.l. -Pflanzen ansammeln, die bei günstigen Umweltänderungen dann plötzlich "auftauchen" würden.

Zusammenfassung

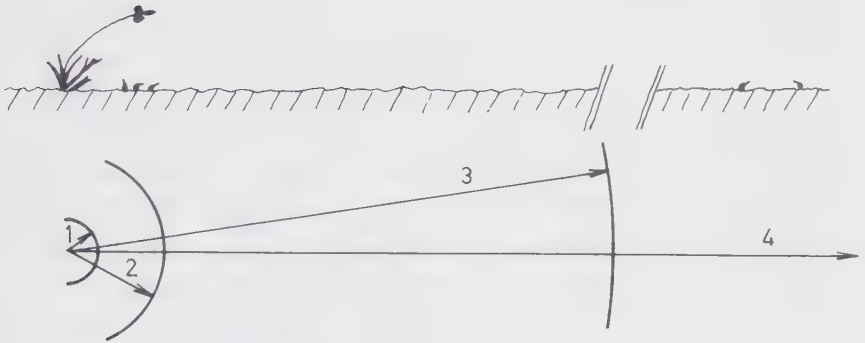
Die Strategie der Ausbreitung von C. flava s.l. beruht auf Vielseitigkeit. Man kann vier Stufen der Ausbreitung unterscheiden: Neue Pflanzen entstehen

1. direkt bei der Mutterpflanze,
2. eine Stengellänge von der Mutterpflanze entfernt,
3. einige bis hunderte Meter von der Mutterpflanze entfernt,
4. bis mehrere Kilometer von der Mutterpflanze entfernt.

Je nach Distanz und Art werden dabei verschiedene Transportmittel benützt. Für die beiden näher untersuchten Arten C. flava und C. serotina möchte ich die Verhältnisse in folgender Abbildung zusammenfassen:

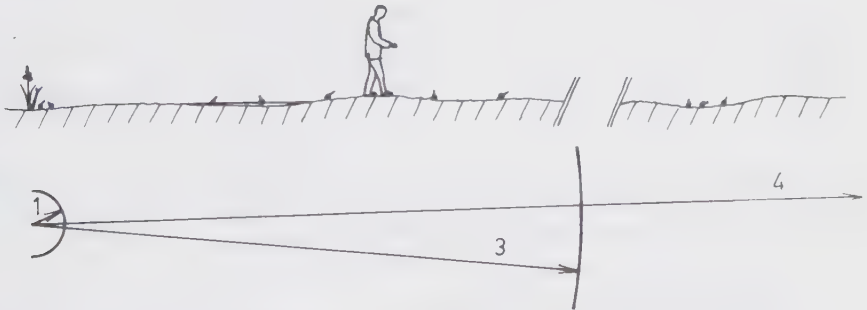
Abbildung 3.3.1.: Dispersionsmechanismen von C. flava und C. serotina (v.a. im "Neuweiher")

C. flava



- | | |
|--|-------------|
| 1 Ausbreitung durch Ausläufer | } vegetativ |
| 2 Selbstverbreitung (postflorales Stengelwachstum) | |
| 3 Epizoochorie (selten) | |
| 4 Endozoochorie (Wasservögel) | |

C. serotina



- | | |
|---|-------------|
| 1 Ausbreitung durch Ausläufer und Selbstverbreitung (zu etwa gleichen Teilen) | } vegetativ |
| 3 Epizoochorie (Mensch v.a.), Wasserverbreitung, (Windroller) | |
| 4 Endozoochorie (Wasservögel) | |

3.4. KEIMUNG

Material und Methoden

Samen werden gesammelt, wenn sie noch auf der Mutterpflanze sitzen. Reife Fruchtschläuche lassen sich dann leicht mit der Hand abstreifen. Bis 1977 bewahrte ich sie bei Zimmertemperatur auf, seit 1978 im Kühlschrank. Die meisten Versuche führte ich in einer Klimakammer durch. Die Lichtintensität während des Tages war konstant $0.2 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{Min})$. Ich legte 9 cm-Petrischalen mit drei Scheiben Filterpapier aus und gab 5 ml Wasser dazu. Bei den ersten Versuchen verwendete ich Glaspetrischalen, welche ich dann fertig vorbereitet autoklavierte. Da während der Versuche ständig destilliertes Wasser nachgefüllt werden muss, ist die Methode unbefriedigend. Es ist nämlich gar nicht notwendig, das ohnehin geringe Pilzwachstum zu verhindern. Am besten bewährten sich Plastik-Petrischalen, die mit Plastikband zugeklebt wurden. Die Samen keimten darin ebensogut wie in einer entsprechenden Kontrolle mit mehrfach durchbohrtem Deckel oder in einer anderen ohne Klebeband. Es kommt nicht darauf an, ob destilliertes oder Leitungswasser benützt wird. Wo nichts anderes vermerkt ist, verteilte ich stets 50 Schläuche mit vollständig entwickeltem Früchtchen pro Schale.

3.4.1. Keimruhe

Bei verschiedenen Carex-Arten kann ein von der Mutterpflanze freigegebener Same nicht sofort keimen. Taylor (1956) beobachtete bei C. flacca eine Ruheperiode von 9-12 Monaten. C. platyphylla und C. plantaginea haben eine Keimruhe von wenigen Monaten, wogegen die myrmekochore C. pedunculata sofort keimt (Handel (1978)).

Die Keimruhe von Samen kann nach Hess (1972) folgende Ursachen haben:

1. Impermeabilität für Wasser und/oder Gase
2. Hemmstoffe
3. Nachreifung durch Trocknung
4. Unvollständige Embryonen

Zur Abklärung einer allfälligen Keimruhe verglich ich 1977 gesammelte

Samen von C. flava und C. serotina aus dem "Neuweiher" mit solchen, die ich 1975 dort gesammelt hatte. Alle vier Kombinationen unterwarf ich mehreren Behandlungen. (Das Temperaturregime war dabei noch nicht optimal; bei stärkeren Tag-Nacht-Unterschieden wird die Keimrate höher.) Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 3.4.1. dargestellt.

Tabelle 3.4.1.: Einfluss verschiedener Behandlungsarten zur Brechung der Keimruhe auf die Keimung von C. flava und C. serotina

Lichtperiode 13 h 21⁰C, Dunkelperiode 11 h 17⁰C; angegeben ist die Anzahl gekeimter Samen pro Petrischale mit 50 Früchten; Versuchstart 8. 11. 1977

Art	Sammeljahr	Behandlungsart	bis 13. 12. 1977 gekeimt	bis 6. 1. 1978 gekeimt
<u>C. flava</u>	1975	unbehandelt	6	9
		Gibberellin	14	19
		Schlauch entfernt	12	13
		Gibb. + Schl. entf.	6	6
		Testa angeritzt	6	6
		Schl. entf. + anger.	10	10
	1977	unbehandelt	0	0
		Gibberellin	0	1
		Schlauch entfernt	0	1
		Gibb. + Schl. entf.	0	1
		Testa angeritzt	0	2
		Schl. entf. + anger.	0	0
<u>C. serotina</u>	1975	unbehandelt	2	2
		Gibberellin	4	4
		Schlauch entfernt	1	1
		Gibb. + Schl. entf.	0	0
		Testa angeritzt	1	2
		Schl. entf. + anger.	6	8
	1977	unbehandelt	0	1
		Gibberellin	3	4
		Schlauch entfernt	0	0
		Gibb. + Schl. entf.	0	0
		Testa angeritzt	0	0
		Schl. entf. + anger.	0	1

Wir können folgende Schlüsse ziehen:

- C. flava und C. serotina haben eine Keimruhe. Die Ende Sommer des

gleichen Jahres gesammelten Früchte beginnen erst im Dezember und sehr zögernd zu keimen.

Wie weitere Versuche zeigten, dauert die Keimruhe bis im Frühjahr. Im April 1978 keimten im Jahre 1977 gesammelte Samen beider Arten vom "Neuweiher" ebensogut wie ältere. Für die Populationen der C. flava s.l. aus der ganzen Schweiz erhielt ich die gleichen Ergebnisse (Tab. 3.4.4.).

- Durch Entfernen des Schlauches oder Anritzen der Testa kann die Keimung nicht gefördert werden. Impermeabilität ist daher nicht der Grund der Keimruhe.

In der Literatur wird folgendes berichtet: Nach Clymo (1962) sollen C. lepidocarpa und C. demissa nach Entfernung des Schlauches besser keimen. Das Gleiche sagt Shepherd (1975), anscheinend aufgrund eines einzigen Versuches, von C. rostrata. Nach Taylor (1958) keimt C. flacca in Natur erst, wenn der Schlauch zerfällt. (Bei C. flava s.l. dagegen haften die Fruchtschläuche noch an den Keimlingen.) C. albonigra Mackenzie hat nach Anritzen des Nüsschens eine erhöhte Keimrate (Amen & Bonde (1964)). Fossati (1976) konnte keine Reaktion auf irgend eine Behandlungsart bei C. semper-virens Vill. feststellen, die Keimrate blieb in jedem Falle null oder gering.

- Viele Samen keimen erst nach einer kalten Stratifikation. Dabei werden meist der Gibberellinspiegel im Embryo erhöht und so die Hemmstoffe überspielt.

Gibberellinsäurebehandlung bei C. flava und C. serotina hatte keinen Erfolg. (Ausser, dass die Blätter dieser Keimlinge länger und dünner waren, änderte nichts.) Eine kalte Stratifikation aber hatten auch die 1975 gesammelten Früchte nicht gehabt. Sie wurden bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Es ist also unwahrscheinlich, dass Hemmstoffe für die Keimruhe verantwortlich sind.

- So bleiben noch die Ursachen 3. und 4. Unvollständige Embryonen scheinen z.B. bei Juncus-Arten vorzukommen (Krähenbühl, mündliche Mitteilung (1979)), die ja ökologisch C. flava s.l. sehr nahe stehen (Kap. 4.2. und 4.3.). Aber auch Nachreifung durch Trocknung kommt bei Pflanzen von Nassstandorten vor.

In einem Exkurs möchte ich nachweisen, dass für C. flava s.l. die Hypothese der unvollständigen Embryonen zutrifft.

Exkurs: Embryologische Befunde

Material und Methoden:

Da ich das Glück hatte, dass sich ein anderer Doktorand an unserem Institut mit der Embryologie von gewissen Monokotyledonen beschäftigt, musste ich mich selbst nicht näher in diese Thematik einarbeiten. Krähenbühl untersuchte Samen von C. flava und C. serotina aus dem "Neuweiher" (0- und 2-jährig) und von C. demissa aus "Rehetobel" (1-jährig). Er überlässt mir in verdankenswerter Weise einige seiner Resultate. Bezüglich genauerer Beschreibung der Methoden und Untersuchungsergebnisse sei auf seine Dissertation verwiesen (Krähenbühl (1980)).

Anatomie:

Carex haben eine anatrophe Samenanlage, zwei Integumente, einen Embryosack vom Polygonum-Typ und ein helobiales Endosperm. Die frühe Embryogenese verläuft wie bei Juncus und ist vom Onagraceen-Typ (Souèges (1933)). Typisch für C. flava s.l. ist ein bipolarer Embryo mit lateraler Plumula.

In Abbildung 3.4.1. werden Embryonen folgenden Alters gezeigt:

1. <u>C. flava</u>	6 Monate (a.)
2. "	30 " (b.)
3. <u>C. serotina</u>	6 " (c.)
4. "	30 " (d.)
5. <u>C. demissa</u>	18 " (e.)

Es fällt auf, dass alle Embryonen bereits stark differenziert sind. Man kann nicht von unvollständigen Embryonen im anatomischen Sinne sprechen.

Erklärungen zu Abbildung 3.4.1.:

A = Axialzylinder
C = Cortex
D = Prim. Dermatogen
E = Embryo
ES = Endosperm
K = Kotyledo
KS = Kotyledonarscheide
KSR = Kotyledonarscheidenrand
L = Leitbündelachse

L1 = 1. Laubblatt
L2 = 2. Laubblatt
N = Niederblatt
R = Radicula
T = Tunica
Te = Testa
V = Vaginalhöhle
W = Wurzelhaube

Abbildung 3.4.1.: Anatomie von C. flava s.l. -Embryonen

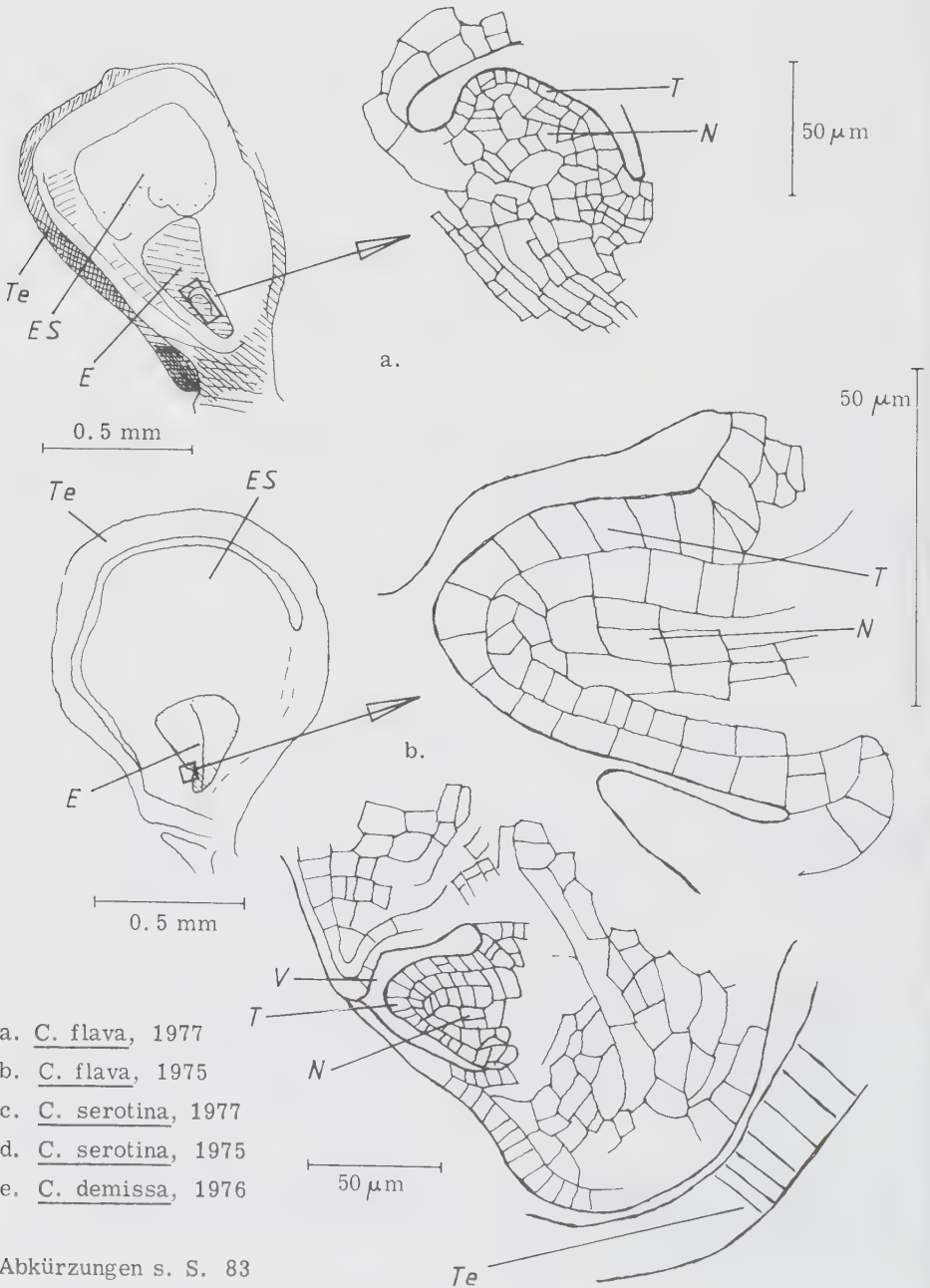
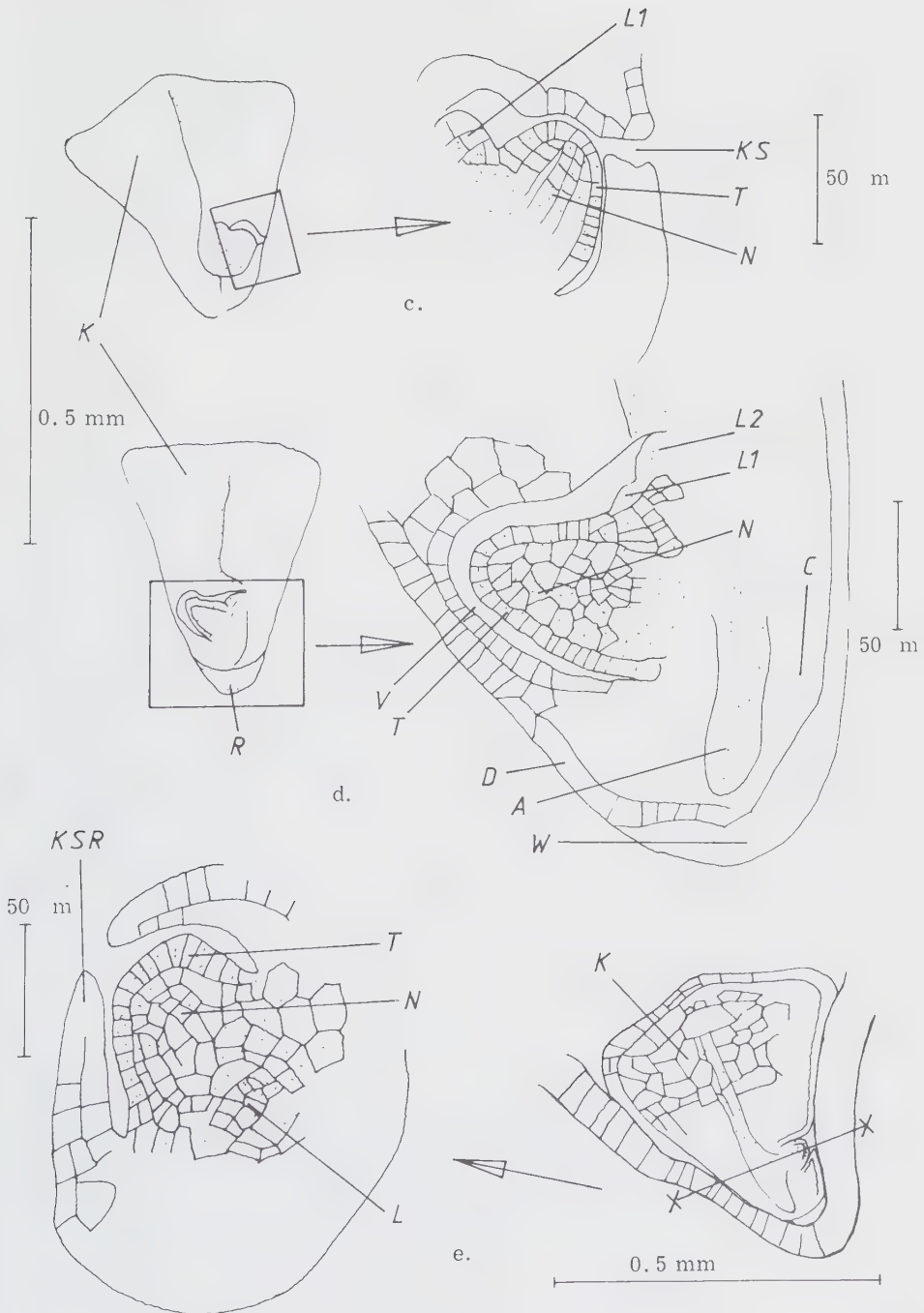


Abbildung 3.4.1.: Fortsetzung



Nur bei C. flava fallen einige Unterschiede auf: Der ganze Embryo und insbesondere die Plumula sind im älteren Stadium stärker differenziert, das Kotyledo apikal merklich verbreitert, und die Blattmorphogenese fortgeschritten. Die jüngeren C. serotina-Embryonen weisen aber in ihrem Differenzierungsgrad keine Unterschiede zu den älteren auf. Natürlich muss man in Betracht ziehen, dass die sechs Monate alten Embryonen ihre Keimruhe in wenigen Monaten abgeschlossen hätten. (Ich bezeichne hier einen Embryonen, der z.B. vor 5 Monaten mit einem reifen Samen gesammelt wurde, willkürlich als 6 Monate alt, gebe also je einen Monat dazu.)

"Histochemie":

Eine Erklärung des Phänomens Keimruhe bei C. flava s.l. liefert die Untersuchung der Inhaltsstoffe des Samens.

Die Safranin/Astrablau-Färbung zeigt die Stärke als schwarze Körnchenstruktur. Fettstoffe werden in Form hellblau-zonierter Kreise hervorgehoben. Zur Kontrolle wurden die Stärkestoffe in Grobschnitten (nicht entleerte Schnitte) mit Jodfärbung nachgewiesen, Lipide in Schnellschnitten mit Sudan III-"Ciba".

Bei den jungen Samen von C. flava enthalten Endosperm und Kotyledo nur Lipidstoffe, bei den jungen von C. serotina haben sich über dem Apex des Kotyledo viele Stärkekörner angesammelt, im Kotyledo selbst fehlen sie aber noch. In allen älteren Stadien ist der Anteil der Lipidstoffe zugunsten des Anteils an Stärke stark zurückgegangen. Stärke findet sich jetzt vor allem auch im Kotyledo. Im Samen müssen also zuerst die Lipide in Stärke umgewandelt werden. Aus deren Abbau kann dann der Embryo die nötige Energie für die Keimung gewinnen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich nicht alle Embryonen gleich schnell differenzieren. Der Uebergang vom "Ruhe"-Stadium zur Keimfähigkeit wird langsam und kontinuierlich vollzogen. Für die Keimung sind die physiologischen Veränderungen entscheidend, obwohl auch die Morphogenese des Embryos während der Keimruhe weiterläuft.

3.4.2. Dauer der Keimfähigkeit

Davies (1956 b) beschreibt, wie C. serotina an einem Standort auf einer kleinen entblößten Fläche als eine der ersten Pflanzen auftauchte, nachdem sie dort seit mindestens 20 Jahren nicht mehr gefunden worden war. Sie schloss daraus, dass Samen so lang im Boden keimfähig bleiben würden.

Bei getrockneten Samen geht die Keimfähigkeit schneller verloren. Dies zeigt sich bei der Untersuchung von Herbarmaterial. Ich versuchte, trockene C. flava s.l. -Samen folgender Jahrgänge zum Keimen zu bringen:

1908, 22, 41, 45, 62, 64, 66, 67 (zwei Versuche), 68 (drei Versuche), 69, 71 (zwei Versuche), 72, 75 (drei Versuche).

Im Jahre 1978 keimten nur noch die Samen von 1975. Getrocknete Samen von 1975 aus dem "Neuweiher" (C. flava und C. serotina) keimten auch noch 1979 (Abb. 3.4.2.).

Allgemein kann man sagen, dass luftgetrocknete Samen von C. flava s.l. nicht viel länger als fünf Jahre keimfähig bleiben. Die gleiche Zeitspanne gibt Taylor (1956) für C. flacca-Samen an.

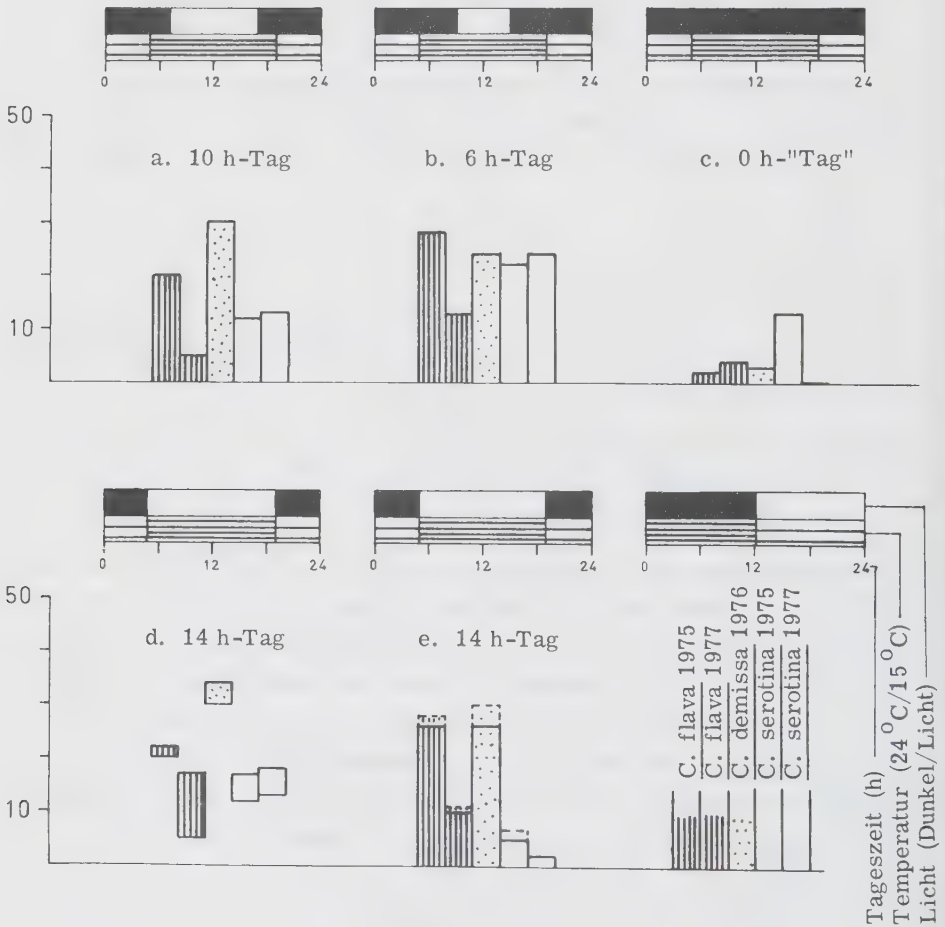
Damit kann Davies allerdings nicht widersprochen werden. Nach Villiers (1973) halten Samen auch während der Ruheperiode im feuchten Boden einen minimalen Stoffwechsel aufrecht, wobei Reparaturmechanismen ablaufen. Wenn Samen getrocknet aufbewahrt werden, so argumentiert er, häufen sich Defekte im Genmaterial an, welche dann schliesslich den Keimprozess scheitern lassen. Denkbar wäre auch, dass der Sauerstoffgehalt im nassen Boden der C. flava s.l. -Standorte gering ist und somit stoffwechselbedingte Alterungsprozesse der Samen dieser Arten gehemmt werden.

3.4.3. Einfluss von Wasser, Licht und Temperatur

Wasser

Viele Seggenfrüchte zeichnen sich durch Wasserverbreitung aus. Auch bei C. flava s.l. ist diese Möglichkeit gegeben. Die Standorte von C. serotina z.B. sind häufig überschwemmt. In einem einfachen Versuch wurden diese

Abbildung 3.4.2.: Einfluss der Taglänge auf die Keimung von C. flava, C. demissa und C. serotina



Erklärungen:

In den Histogrammen ist die Anzahl Keimlinge nach 30 Tagen (bei e. auch nach 50 Tagen, gestrichelt) angegeben. In jede Petrischale wurden 50 Früchte gebracht. Die Proben von a. und d. sind identisch.

Versuche a.-c. wurden 1978 durchgeführt, d. und e. 1979. C. flava und C. serotina stammen aus dem "Neuweiher", C. demissa von "Rehetobel".

Verhältnisse simuliert. Ich brachte Fruchtschläuche in Petrischalen, die zur Hälfte oder ganz mit Wasser gefüllt waren. C. flava-Schläuche sanken später ab als C. serotina-Schläuche, beide aber schwammen länger als einen Monat. Erstaunlicherweise keimten dabei die Früchte beider Arten sowohl unter als auch auf dem Wasser ebensogut wie in den Kontrollen (Tab. 3.4.2.).

Tabelle 3.4.2.: Keimraten von C. flava s.l. aus dem "Neuweier" nach 33/50 Tagen (Lichtperiode 14 h 24 °C, Dunkelperiode 10 h 15 °C; Anzahl gekeimter Samen pro Petrischale mit 50 Früchten)

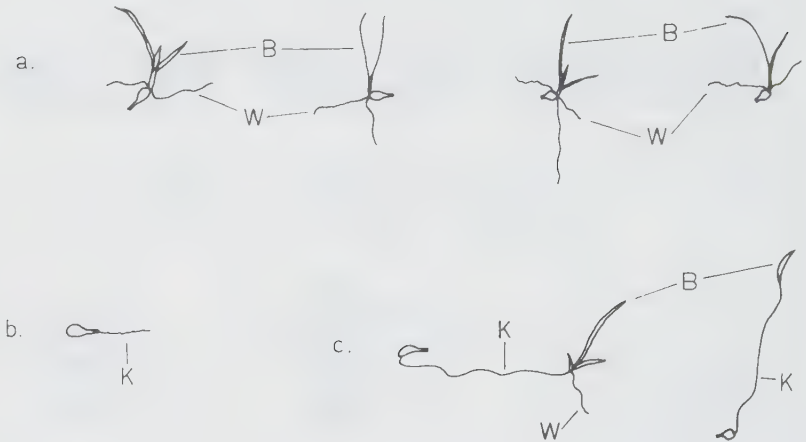
	Kontrolle	Petrischale zur Hälfte mit Wasser gefüllt	Petrischale ganz mit Wasser gefüllt
<u>C. flava</u>	17/22	-	15/34
<u>C. serotina</u>	17/19	21/23	21/21

Licht

Abbildung 3.4.2. zeigt die Abhängigkeit der Keimraten von der Licht-Dunkel-Periodizität. Für alle in der Abbildung dargestellten Versuche war die Temperatur während 14 h 24 °C und während 10 h in der Dunkelperiode 15 °C.

Die meisten Versuche zur Keimung führte ich bei einer "natürlichen" Taglänge, d.h. einer Lichtperiode von 13 bzw. 14 Stunden und einer Dunkelperiode von 11 bzw. 10 Stunden, durch. C. flava s.l. kann jedoch auch im "Kurz-Licht-Tag" zum Keimen gebracht werden, wenn man das Temperaturregime des 14 h-Tages beibehält. Dies wird aus den Histogrammen a. und b. der Abbildung 3.4.2. deutlich. Erst in völliger Dunkelheit ist die Keimung gering (Abb. 3.4.2.c.). Das Keimblatt tritt dann z.T. beim Schnabel des Schlauches (Abb. 3.4.3.b.) anstatt an der Basis aus und ist sehr stark verlängert. Im Normalzustand (Abb. 3.4.3.a.) funktioniert es als Saugorgan und durchbricht die Testa nicht. Werden die Dunkel-Keimlinge nachträglich belichtet, so setzen sie die Keimung normal fort mit Bildung von Wurzeln und grünen Blättern (Abb. 3.4.2.c.). Bei Sparganium erectum L. durchbricht das Keimblatt die Testa immer als Folge der Wasseraufnahme des Samens, ist jedoch in Dunkelheit auch stark verlängert, und wie bei

Abbildung 3.4.3.: Morphologie von C. flava s.l. -Keimlingen



K = Kotyledo W = Wurzel B = Blatt

a. Im 14 h-Tag gekeimt (von links nach rechts: C. flava, C. lepidocarpa, C. demissa, C. serotina)

b. Im Dunkeln gekeimt, Keimblatt beim Schnabel austretend (C. flava)

c. Im Dunkeln gekeimt, nachher im 14 h-Tag (links C. flava, rechts C. demissa)

C. flava s.l. setzt der Embryo sein Wachstum nach Belichtung normal fort (Cook (1962)).

Temperatur

Da die Licht-Dunkel-Periodizität keinen wesentlichen Einfluss auf die Keimung hat, könnte die Temperatur der auslösende Faktor sein. Tabelle 3.4.3. gibt darüber Aufschluss. Sie setzt sich aus den Ergebnissen verschiedener Versuche zusammen und darf darum statistisch nur beschränkt ausgewertet werden.

Ein systematischer Versuchsplan fehlt, weil ich lange übersah, dass die Temperatur den entscheidenden Einfluss auf die Keimung haben könnte. (Gleich erging es offenbar Shepherd (1975) mit C. rostrata. Er wollte die Samen dieser Art bei konstanter Temperatur (20⁰C) keimen lassen, wie es

Tabelle 3.4.3.: Keimraten bei verschiedenen Temperaturregimen (Taglängen 13 und 14 h; Anzahl gekeimte Samen pro Petrischale mit 50 Früchten; gekeimt 1978)

Art	gesamt-melt	Anzahl Petri-schalen	T=13 ⁰ C N=13 ⁰ C	T=21 ⁰ C N=21 ⁰ C	T=26 ⁰ C N=26 ⁰ C	T=21 ⁰ C N=17 ⁰ C	T=24 ⁰ C N=15 ⁰ C
<u>C. flava</u>	1975	5	0,0,0,0,0	0,0,0,0,0	-	-	-
	1977	1	0	0	-	-	-
	1975	3	0,0,0	-	-	-	44,21,25
	1975	2	-	-	0 ¹ ,8 ²	-	-
	1975 ³	6	-	-	-	9,19,13 6,3,10	-
	1977 ⁴	9	-	-	-	-	38,43,28 25,21,44 8,17,30
<u>C. demissa</u>	1976	1	0	0	-	-	-
	1976 ⁵	2	-	-	-	-	30,24
	1977 ⁴	1	-	-	-	-	38
<u>C. serotina</u>	1975	5	0,0,0,0,0	0,0,0,0,0	-	-	-
	1977	1	0	0	-	-	-
	1975	4	0,0,0,0	-	-	-	35,18,11,20
	1975	2	-	-	2 ¹ ,0 ²	-	-
	1975 ³	6	-	-	-	2,4,1,0,2,8	-
	1977 ⁴	4	-	-	-	-	47,44,21,8

¹ angeritzt

² Gibberellin und angeritzt

³ verschiedene Behandlungen, aus Tabelle 3.4.1.

⁴ aus Tabelle 3.4.4.

⁵ aus Abbildung 3.4.2.a. und b.

T = Tagtemperatur
N = Nachttemperatur

Faulkner (1970) mit Vertretern der C.-Sektion Acutae gelang. Da er aber nie Keimlinge erhielt, benützte er schliesslich Wechsel-Temperaturen und hatte damit Erfolg.) Die Zahlen der Tabelle 3.4.3. sprechen aber für sich deutlich genug: C. flava s.l. keimt nicht unter konstanten Temperaturbedingun-

gen. Eine um 4°C höhere Tag- als Nachttemperatur kann bereits Keimung auslösen. Sind die Unterschiede noch grösser, erhält man häufig Keimraten von 50 % und mehr.

Neben dem Temperaturwechsel spielt die Tagtemperatur die Hauptrolle. Die ersten Keimlinge im Kalthaus (vgl. Tab. 3.4.4.) wurden am 7. 6. 1978 gefunden. Zu dieser Zeit betrug die durchschnittliche Tagtemperatur 15°C gegenüber 5°C in der Nacht. Auch an natürlichen Standorten fällt ein Keimungsmaximum im Sommer auf. Für konkurrenzschwache Pflanzen ist es entscheidend, dann zu keimen, wenn die jahreszeitlichen Bedingungen optimal sind. Dies ist insbesondere für C. serotina im Sommer der Fall, wenn der Wasserstand an vielen Nassstandorten niedrig ist. Tatsächlich reagiert C. serotina viel empfindlicher auf verschiedene Temperaturregime als C. flava (4. Kolonne der Tab. 3.4.3.; vgl. auch nächstes Unterkapitel).

Es wäre denkbar, dass mit optimalen Temperaturen die Keimraten noch erhöht werden können. Vermutlich waren bei Davies (1955) die Temperaturbedingungen ungünstig, anders kann ich mir ihre geringen Keimraten nicht erklären. (So erhielt sie auch für C. flacca Keimraten unter 5 %, wogegen Taylor (1956) von der gleichen Art jeweils 90 bis 100 % der Samen zum Keimen brachte.)

Ich habe nicht untersucht, ob sich die Temperaturabhängigkeit für Samenkeimung im Jahresablauf ändert. Baskin & Baskin (1978) konnten dies bei Cyperus inflexus Mühl. nachweisen. Diese Pflanze zeigt, wie andere einjährige Cyperus-Arten, ein ähnliches ökologisches Verhalten wie C. serotina; beide sind typische r-Strategen. Das erwähnte Phänomen ist darum auch bei C. serotina nicht auszuschliessen.

3.4.4. Keimraten

Samen von natürlichen Standorten

Die im Freien gesammelten Früchte von den meisten Standorten keimten sowohl in Petrischalen als auch in Töpfen. Einzig C. "flavella" keimte zum Teil nicht; möglicherweise waren die Samen zu früh eingebracht worden und noch nicht ganz ausgereift.

In der folgenden Tabelle (3.4.4.) sind alle Resultate zusammengestellt.

Tabelle 3.4.4.: Keimraten im Sommer 1977 gesammelter Samen von natürlichen Standorten (Anzahl gekeimte Samen pro Topf bzw. Petrischale mit 50 Früchten)

Art	Herkunft	bis 2.3.1978 gekeimt, Petrischalen	bis 13.7.1978 gekeimt, eingetopft	bis Juni 1978 gekeimt, Petrischalen	bis 19.3.1979 gekeimt, Petrischalen
<u>C. flava</u>	Rüte 2	0	32	43	43+3
	Saignelégier 1	4	4+2	28	28+0
	Menzingen	0	12	25	25+0
	Amriswil 2	0	5	21	21+0
	Burgäsch	0	0	0	0+0
	Schötz	0	24	44	44+0
	Zürich	0	5	8	8+0
	Filzbach 2	0	17	17	17+0
	Kaltbrunn ¹	0	14	10(v. 25)	10+0(v. 25)
	Benken 1	0	7	30	30+2
<u>C. "flavella"</u>	Kerns	0(v. 42)	0(v. 42)	0	0+0
	Peist 1	0(v. 26)	0(v. 26)	0(v. 47)	0+0(v. 47)
	Alt-St. -Johann	0	18	38	38+0
<u>C. lepidocarpa</u>	Filzbach 1	0	17	0	0+43
	Peist 2 ²	-	-	9	9+3
<u>C. demissa</u>	Rüte 1	0(v. 35)	15(v. 35)	-	-
	Mels 2	0	35	38	38+5(v. 47) ³
<u>C. serotina</u>	Saignelégier 2	0	4	47	47+0
	Breil 2	0	26	44	44+1
	Wetzikon	0	0	0	0+0
	Kreuzlingen	0	12	-	-
	Erlach 1	0	14	21	21+0
	Erlach 2	0	1	8	8+1
Taglänge		13 h	nicht konstant	14 h	14 h
Tagtemperatur		21°C	"	24°C	24°C
Nachttemperatur		17°C	"	15°C	15°C

¹ Samen z.T. oder alle von rückgekreuzten Individuen

² Samen von 1977, am 13. Juni 1978 gesammelt

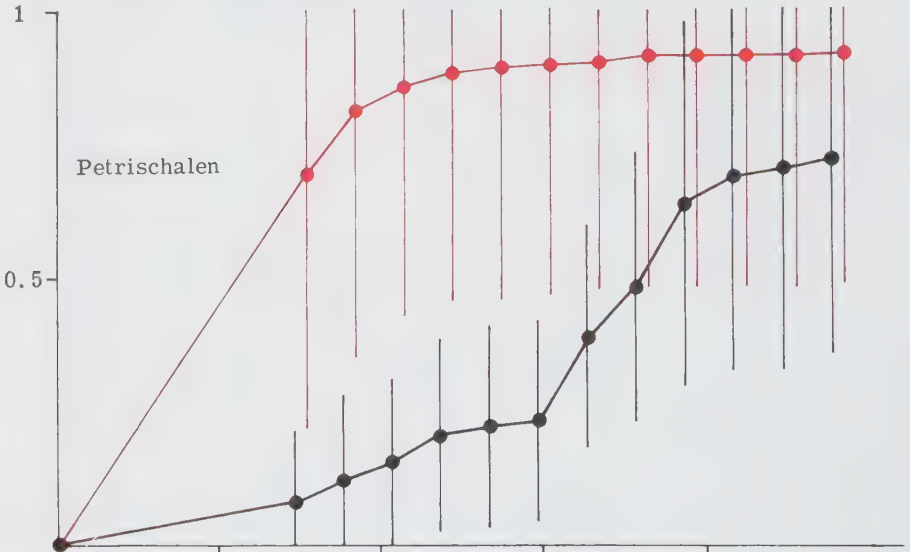
³ Drei Schläuche gingen in der Zwischenzeit verloren

Erklärungen:

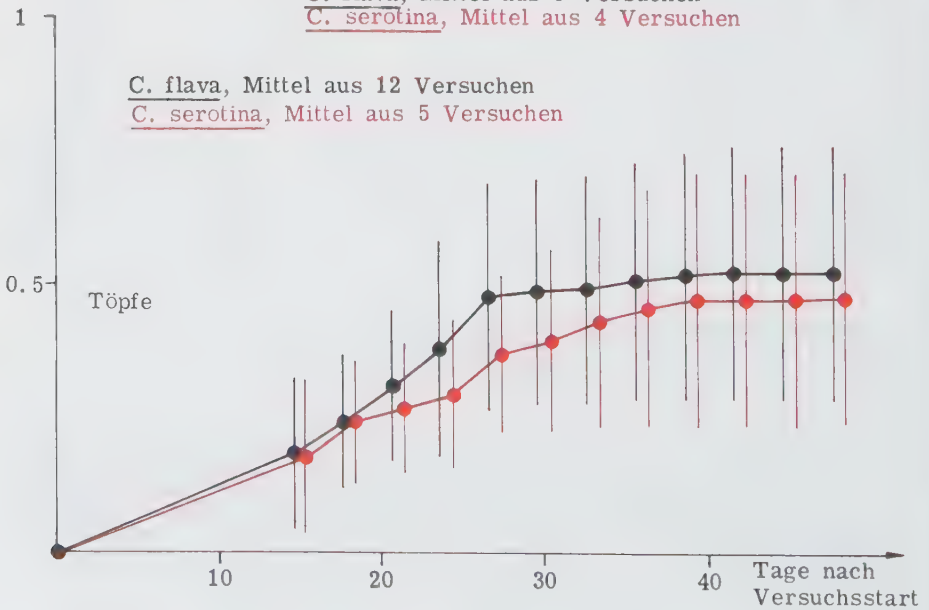
Die Proben der 1. und 2. Kolonne und der 3. und 4. Kolonne sind je identisch. Alle Proben einer Zeile stammen aus der gleichen Sammlung. Die Proben der 1. Kolonne wurden Mitte März eingetopft und ins Kalthaus gebracht. Die der 3. wurden getrocknet und bis zum nächsten Jahr im Kühlschrank aufbewahrt.

Abbildung 3.4.4.: Keimung von *C. flava* und *C. serotina* in Petrischalen
(Lichtperiode 14 h 24°C, Dunkelperiode 10 h 15°C) und
in Töpfen (Kalthaus)

Ordinate: transformierte Keimratenwerte ($\arcsin \sqrt{(x + 3/8)/(n + 3/4)}$,
x = Anzahl gekeimte Samen, n = Anzahl Früchte pro Petrischale/Topf);
senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle



C. flava, Mittel aus 9 Versuchen
C. serotina, Mittel aus 4 Versuchen



C. flava, Mittel aus 12 Versuchen
C. serotina, Mittel aus 5 Versuchen

Tage nach
Versuchsstart

Die Keimung scheint bei C. flava s.l. ziemlich unregelmässig zu erfolgen. Extremstes Beispiel dafür sind in der Tabelle die C. lepidocarpa-Samen von "Filzbach", welche im ersten Versuchsjahr nur im Topf keimten, im zweiten dafür fast vollständig in der Petrischale. Im Gesamten gesehen wird aber doch normalerweise eine maximale Keimrate um 50-60 % erreicht. Es darf deshalb wenigstens für C. flava und C. serotina eine beschränkte statistische Auswertung vorgenommen werden.¹

Die Kurven der Keimraten beider Arten sind in Abbildung 3.4.4. dargestellt. (Die Daten wurden zur Angleichung an eine Normalverteilung transformiert.) Dabei ist folgendes zu beachten: In den Petrischalen kann der Versuchsstart leicht mit dem Ansetzen und damit Quellen der Samen gleichgesetzt werden. In den Töpfen waren die Samen aber schon längst gequollen, bevor das richtige Temperaturregime einsetzte. Ich definierte darum ein hypothetisches Startdatum: 15 Tage bevor die ersten Samen in Töpfen keimten. Ich prüfte mit t-Testen (BMDP-Programm 3D), ob sich die einzelnen Kurvenwerte signifikant unterscheiden. In Abbildung 3.4.5. sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten für vier der sechs möglichen Vergleiche dargestellt.

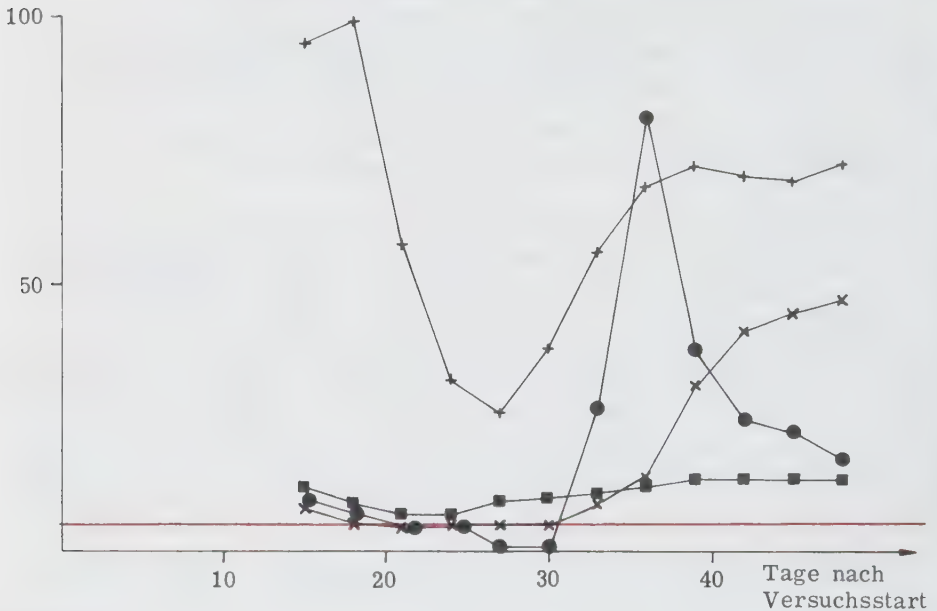
Wie lassen sich die Resultate interpretieren?

In Töpfen keimen mehr C. flava als C. serotina, der Unterschied ist jedoch zu keinem Zeitpunkt signifikant. In den Petrischalen erreicht C. serotina die höheren Keimraten als C. flava, wobei der Unterschied zwischen dem 20. und 30. Tag auf dem 5 %-Niveau signifikant ist.

Vergleicht man C. flava in Töpfen und Petrischalen, stellt man fest, dass zuerst in den Töpfen mehr Keimlinge erscheinen (vor dem 30. Tag sogar signifikant mehr). Mit Fortdauer des Versuchs kippt das Verhältnis um, und am Schluss befinden sich mehr Keimlinge in den Petrischalen. Diese Aussage kann aber nicht statistisch abgesichert werden. Auch C. serotina hat in Petrischalen keine signifikant höheren Keimraten als in Töpfen, wobei sich hier die im Gegensatz zu C. flava kleine Stichprobengrösse nachteilig auswirkt.

¹ Dabei wurden "Burgäschi" und "Wetzikon" nicht, dafür bei den Töpfen drei zusätzliche C. flava-Proben berücksichtigt.

Abbildung 3.4.5.: Irrtumswahrscheinlichkeiten (Ordinate) beim gegenseitigen Vergleich der Kurven aus Abbildung 3.4.4. (t-Teste, "separate variances", BMDP-Programm 3D)



Vergleiche:

- ×× : C. flava - C. serotina in Petrischalen
- + + : C. flava - C. serotina in Töpfen
- : C. flava in Petrischalen - Töpfen
- ■ : C. serotina in Petrischalen - Töpfen

5 %-Signifikanzschwelle

Aus all dem Gesagten kann man ableiten, dass in den Töpfen für C. flava das Startdatum etwa 10 Tage früher erreicht sein musste als bei C. serotina und als angenommen. Dann würden nämlich die Unterschiede um den 30. Tag wegfallen. Weiterhin folgt, dass C. flava möglicherweise schon bei tieferen Temperaturen keimt als C. serotina, was tatsächlich mit den Standortsbedürfnissen in Einklang zu bringen wäre. Mit der Oekologie in Einklang steht auch die schnellere Keimung der C. serotina-Samen: Als Pionierpflanze (r-Strategie) muss sie dann sofort keimen können, wenn es die Umweltbedingungen einmal für kurze Zeit zulassen.

Bei den relativ geringen Keimraten könnte man annehmen, dass die Keimruhe einiger Samen länger ist als diejenige anderer derselben Population.

Dies trifft nicht zu. Die 1978 nicht gekeimten Samen machten unter den gleichen Bedingungen auch 1979 nichts (wenn man von Ausnahmen absieht) (Tab. 3.4.4.). Auch war die Keimrate 1, 2, 3 und 4 Jahre alter C. flava- und C. serotina-Samen aus dem "Neuweiher" nie über 60 % (Abb. 3.4.2.).

Die richtige Interpretation der unvollständigen Keimung bei C. flava s.l. scheint eher die zu sein, dass nicht für alle Samen einer Pflanze die Umweltbedingungen gleichermassen restriktiv wirken. So keimten von Samen, die 1978 bei 10-stündiger Lichtperiode im Ruhestadium verharrten, im nächsten Jahr im 14 h-Tag noch bis zu 12 zusätzliche (Abb. 3.4.2.d.).

Samen aus Selbstbestäubungen und Kreuzungen

Ich stimme mit Faulkner (1973) überein, dass Samenansatz bei Carex das beste Mass für die Fertilität einer Kreuzung ist. Trotzdem registrierte ich auch die Keimraten der Samen, die ich aus den blütenbiologischen Versuchen erhalten hatte. Sie sind in den Tabellen 3.4.5. und 3.4.6. zusammengefasst.

Beim subjektiven Vergleich aller Tabellen mit Keimraten in diesem Kapitel (3.4.) scheinen keine signifikanten Unterschiede zu erkennen sein. Nur bei den Kreuzungsprodukten zwischen Arten (Tab. 3.4.6.) liegen die Werte besonders tief. Obwohl ein "Taschenrechner-t-Test" (Versuche mit Keimraten von 0 % wurden nicht berücksichtigt) eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % angibt, würde es einer Reihe weiterer Versuche bedürfen, um die Hypothese "Bastarde haben im Mittel kleinere Keimraten" zu bestätigen. Es müsste dann auch untersucht werden, ob nur die Bastarde zwischen den entferntesten Arten kleinere Keimraten haben und ob reziproke Kreuzungen sich gleich verhalten. Ein solches Vorhaben würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen.

Zusammenfassung

C. flava s.l.-Samen zeichnen sich durch eine ca. 9-monatige Keimruhe aus. Eine Keimung kann erst erfolgen, wenn die Lipide in Endosperm und Kotyledon in Stärke umgewandelt worden sind. Der gleiche Mechanismus könnte auch für andere Carex-Arten mit Keimruhe zutreffen.

Tabelle 3.4.5.: Keimraten von im Versuchsgarten selbstbestäubten C. flava s.l.-Sprossen (Nach 48 Tagen in der Klimakammer: Lichtperiode 14 h 24°C, Dunkelperiode 10 h 15°C; bestäubt 1978¹, gekeimt 1979)

Art	Herkunft	Anzahl Samen pro Petrischale	Anzahl gekeimt pro Petrischale	Keimrate in %
<u>C. flava</u>	Lauterbrunnen 1	18	0	0
	Wetzikon	50	35	70
	Amriswil 2	22	16	73
	Schötz	6	6	100
	Burgäschi	50	1	2
	Regensdorf	8	3	37
	Filzbach 2	50	28	56
<u>C. lepidocarpa</u>	Disentis	50	0	0
	Breil 1	50	0	0
	Filzbach 1	40	1	2
<u>C. demissa</u>	Mels 1	29	1	3
<u>C. serotina</u>	Wetzikon	47	15	32
	Wetzikon	13	3	23
	Wetzikon	42	17	40
	Wetzikon	35	0	0
	Erlach 2	50	0	0
<u>C. serotina</u> -Rückkreuzung				
	Breil 2	10	0	0

¹ vgl. Abbildung 3.2.5. (Unterkap. 3.2.7.)

Getrocknete Samen bleiben mindestens 4 Jahre lang keimfähig. Im feuchten bis nassen Boden bleibt die Keimfähigkeit vielleicht über Jahrzehnte erhalten.

C. flava und C. serotina keimen unter verschiedenen Lichtbedingungen und auch bei schlechter Sauerstoffversorgung (d.h. unter dem Wasser z.B.). Den entscheidenden Einfluss übt die Temperatur aus: Ist sie konstant während Tag und Nacht, so keimen die Samen nicht. Keimung kann ausgelöst werden durch Wechseltemperaturen in Kombination mit genügenden Maxima am Tag. Für C. flava genügen bereits 15°C durchschnittliche Tagtemperatur. C. serotina braucht höhere Temperaturen und grössere Tag-

Tabelle 3.4.6.: Keimraten von im Versuchsgarten gekreuzten *C. flava* s.l.-Sprossen (Nach 48 Tagen in der Klimakammer: Lichtperiode 14h 24°C, Dunkelperiode 10h 15°C; gekreuzt 1978, gekeimt 1979)

Kreuzung ²		Herkunft		Anzahl Sa- men pro Petrischale	Anzahl ge- keimt pro Petrischale	Keimrate in %
♀	♂	♀	♂			
flav x flav	Schötz	Amriswil 2		50	31	62
flav x lepi	Menzingen	Breil 1		46	25	54
flav x demi	Nussbaumen	Mels 1		42	24	57
	Filzbach 2	Mels 1		50	38	76
flav x sero	Schötz	Erlach 2		26	11	42
	Burgäschli	Wetzikon		45	26	58
	Nussbaumen	Erlach 2		50	5	10
	Filzbach 2	Kreuzlingen 2		50	14	28
	Filzbach 2	Wetzikon		50	9	18
	Filzbach 2	Erlach 2		50	1	2
fla x flav	Lauterbrunnen 3	Rüte 2		2	2	100
sero x flav	Disentis	Rüte 2		8	3	37
	Wetzikon	Amriswil 2		27	14	52
	Wetzikon	Amriswil 2		17	12	71
sero x lepi	Wetzikon	Breil 1		15	0	0
	Wetzikon	Filzbach 1		33	2	6
	Kreuzlingen 2	Filzbach 1		19	10	53
	Kreuzlingen 2	Filzbach 1		42	1	2
	Caslano	Filzbach 1		31	1	3
sero x demi	Wetzikon	Mels 1		50	16	32
	Caslano	Mels 1		14	0	0
sero x sero	Kreuzlingen 2	Benken 1		45	11	24
sero x lepi-Rückkreuzung						
	Erlach 1	Disentis		50	10	20
	Erlach 1	Disentis		35	4	11
	Kreuzlingen 2	Breil 2		45	2	4
flav-Rückkreuzung x sero						
	Filzbach 1	Erlach 2		13	0	0
sero-Rückkreuzung x lepi-Rückkreuzung						
	Breil 1	Disentis		19	3	16

¹ vgl. Tabelle 6.2.1. (Unterkap. 6.2.1.)

² flav = *C. flava* fla = *C. "flavella"* lepi = *C. lepidocarpa*
demi = *C. demissa* sero = *C. serotina*

Nacht-Unterschiede als C. flava, kann dafür rascher keimen (r-Strategie). Der Vorteil dieser Keimungskontrolle durch Wechsel-Temperatur bei C. flava s.l. könnte darin zu suchen sein, dass tiefer im Boden oder auf dem Grunde eines Weihers liegende Samen am Keimen gehindert werden (Shepherd (1975)). Die Dunkelheit allein vermag dies ja nicht: Das normalerweise als Saugorgan in der Testa versteckte Keimblatt tritt dann aus und produziert am distalen Ende einen Keimling, wenn es ins Licht kommt. (Dass auf solche Weise ein z.B. 5 cm unter dem Boden liegender Samen mit seinem verlängerten Keimblatt an der Erdoberfläche einen Keimling entwickelt, erscheint mir jedoch sehr unwahrscheinlich. In Natur findet man meistens noch den Fruchtschlauch an der Basis des Keimlings haften.)

In den meisten Fällen kann künstlich eine Keimrate von gut 50 % erreicht werden. Samen von selbstbestäubten und gekreuzten Pflanzen haben normale Keimraten. Möglicherweise ist sie bei letzteren im Mittel etwas tiefer. Auch in der Natur findet man häufig Keimlinge. Gemessen an der Keimlingsproduktion ist C. flava s.l. im Gegensatz zu vielen Gross-Seggen eine Art mit guter sexueller Fortpflanzung und Vermehrung.

3.5. KEIMLING

Material und Methoden

In den Versuchen des letzten Kapitels wurden Keimlinge gewonnen. Viele davon wurden weitergezüchtet. Ich behandelte sie auf verschiedene Weise:

1. Die Pflanzen, welche bereits in den Töpfen gekeimt waren, verpflanzte ich nie. Am 13. 7. 1978 brachte ich sie vom Kalthaus ins Freie. Sie wuchsen in kleinen Töpfen (Durchmesser 10 cm, flach) und "schlechter" Erde (1 Teil Torf, 1 Teil ASB¹, 2 Teile lehmig-sandige Landerde) auf. Noch

¹ 1 m³ enthält: 0.3 kg N, 0.3 kg P₂O₅, 0.42 kg K₂O, 0.05 kg MgO, 100-120 kg organisches Material, Spuren Fe, Cu, Mo, Mg, Zn, B; pH 5-5.5; Wasserkapazität in % Trockensubstanz: 500-550

vor der Keimung bildete sich auf diesem Substrat in jedem Topf ein Moosteppich aus.

2. Keimlinge aus den Petrischalen versetzte ich in kleine Töpfe und "gute" Erde (reine ASB), wenn sie eine Grösse von ca. 2 cm erreicht hatten. Am 14. 8. 1978 brachte ich sie dann vom Kalthaus ins Freie.

a. Die Keimlinge, die aus den 1977 an den natürlichen Standorten gesammelten Samen hervorgingen, züchtete ich wie folgt weiter:

I. Je drei von jedem Standort verpflanzte ich anfangs August 1978 einzeln in kleine Töpfe und "gute" Erde. Je eines dieser drei Individuen kam am 13. 2. 1979 in einen grossen Topf (Durchmesser 12 cm, tief) mit lehmig-sandiger Landerde.

II. Die restlichen Keimlinge von jedem Standort (meist sieben) brachte ich schon anfangs August 1978 je in einen grossen Topf mit Landerde.

b. Alle andern Keimlinge aus Petrischalen, die ich weiterzüchtete, dienten Wettbewerbsversuchen.

Ende August 1975 markierte ich in den Stichprobenquadraten im "Neuweier" zusammen 85 Keimlinge und mass die "Blattlänge" in Abständen von 20 bis 50 (bis 120) Tagen.

3.5.1. Morphologie

Die ausgetopften Keimlinge wurden regelmässig beobachtet und einige wenige für genauere Untersuchungen gesammelt und herbarisiert. Für die herbarisierten Keimlinge wurden folgende Merkmale aufgenommen und codiert: "Blattlänge" (vgl. Unterkap. 3.1.1.), Blattzahl, Blattbreite, Blattrippen, Blattfaltung, Ligulalänge, Ausläuferzahl ("Ausläufer": = Seitenspross). Dabei wurde gleich vorgegangen, wie bei ausgewachsenen Pflanzen (Kap. 5.1.). Die statistische Untersuchung beschränkte sich auf die drei Arten C. flava, C. demissa und C. serotina. Die Daten sind in Tabelle 3.5.1. zusammengefasst.

Es wäre nun interessant zu wissen, ob schon im Keimlingsstadium Artunterschiede zu Tage treten und wie stark sie durch das Substrat und even-

Tabelle 3. 5. 1.: Durchschnittliche Merkmalswerte von Keimlingen

Merkmal	<u>C. flava</u>				<u>C. demissa</u>				<u>C. serotina</u>				Gesamtmittel
	Erde:				Erde:				Erde:				
	schlecht 100	gut 120	gut 80	Mittel	schlecht 100	gut 120	gut 80	Mittel	schlecht 100	gut 120	gut 80	Mittel	
"Blattlänge" (mm)	51	166	151	104	37	123	50	50	43	222	162	115	96
Blattzahl	9.1	8.7	8.2	8.7	7.9	8.5	8.0	8.0	8.2	8.5	7.3	8.0	8.3
Blattbreite (mm)	3.1	3.8	3.4	3.4	3.1	3.4	3.1	3.1	2.6	2.4	1.6	2.2	2.8
Blattrippen	12	15	13	13	12	12	12	12	12	12	9	11	12
Ligulalänge (mm)	0.39	0.69	0.84	0.59	0.17	0.26	0.20	0.20	0.13	0.30	0.28	0.21	0.35
Ausläuferzahl	1.4	0.2	0.5	0.9	0.6	0	0.4	0.4	2.1	0.3	0	1.1	0.9
Blattfaltung ¹			-					±			+		±
Anzahl Individuen	10	4	6	20	10 ²	2	12	12	10	4	6	20	52

¹ + mehrheitlich gefaltet - mehrheitlich flach ± etwa gleich oft + und -

² Werte dieser Kolonne wurden effektiv nur von 9 Individuen berechnet. (Für Art- und Gesamtmittel von 10 Individuen.)

Erklärungen:

Von der "schlechten" Erde wurde Herbarmaterial nach 100 Tagen gesammelt, von der "guten" Erde nach 120, bzw. 80 Tagen (ab Keimungsbeginn gerechnet).

tuell durch das Alter beeinflusst oder gar übertönt werden. Zur Klärung dieser Fragen führte ich Varianzanalysen und t-Teste mit den BMDP-Programmen 7D, 2V und 3D durch. Die Resultate sind in der Tabelle 3.5.2. zusammengestellt. Es fehlen die Merkmale Ausläuferzahl und Blattfaltung. Die Ausläuferbildung wird im nächsten Unterkapitel beschrieben. Blätter von C. flava sind wie üblich flach und die von C. serotina ebenfalls wie üblich rinnig (Kap. 5.1.); bei C. demissa wird beides gefunden.

Erstaunlicherweise findet man beim Ueberfliegen der Tabelle prinzipiell schon das gleiche Bild wie bei ausgewachsenen Pflanzen (Kap. 5.1.): die "Blattlänge" als mehrheitlich umweltbeeinflusstes Merkmal, Blattbreite und Ligula als genetisch festgelegte Merkmale. C. flava und C. serotina wurden in "guter" Erde drei- bis viermal höher als in "schlechter" Erde (Tab. 3.5.2.c.), C. demissa bleibt gesamthaft kleiner als die andern, und bei C. serotina wirkt sich "gute" Erde am stärksten aus (b.). In der "schlechten" Erde konnte allgemein viel langsames Wachstum beobachtet werden, die Töpfe waren zudem mit Moos bewachsen. Die Ligulalänge ist bei C. flava signifikant grösser als bei den andern beiden Arten. Ueber- raschend ist aber, dass die Ligula gesamthaft in "guter" Erde länger wird als in "schlechter". Für ausgewachsene Pflanzen ist die Ligulalänge ein besonders artkonstantes Merkmal. Man muss berücksichtigen, dass der Nährstoffgehalt am natürlichen Standort dem der "schlechten" Erde entspricht.

Bei allen drei Arten und unter den verschiedenen Behandlungen werden immer gleich viel Blätter entwickelt. In den ersten Wochen nach der Keimung beobachtete ich aber bei C. demissa meist 3, bei C. flava 2 und bei C. serotina 1-2 Blätter; die von C. demissa waren so breit wie die von C. flava, aber kürzer. Aus Tabelle 3.5.2. geht hervor, dass die Behandlung auf Blattbreite und Anzahl Blattrippen keinen Einfluss hat und für C. flava und C. demissa keine Unterschiede bestehen; C. serotina hat aber schmalere Blätter als die andern. Dies gilt eventuell noch in stärkerem Masse für C. lepidocarpa-Keimlinge, die jedoch nur beobachtet und nicht ausgemessen wurden.

Tabelle 3.5.2.: Irrtumswahrscheinlichkeiten in Prozenten für den Vergleich der Merkmalsmittelwerte von Keimlingen (vgl. Tab. 3.5.1.) (BMDP-Programme 7D, 2V, 3D)

a. Einfach-Varianzanalyse (mit allen Daten)			b. doppelte Varianzanalyse (ohne Daten von "gut 80")		
Merkmal	Behandlung	Pflanzenart	Behandlung	Pflanzenart	Wechselwirkung
"Blattlänge"	- 1	- 1	0 3	1.9 3	2.7 3
Blattzahl	45.6	57.1	82.4	74.1	89
Blatbreite	- 1	0.7	54.4	11.1	61.8
Blattrippen	- 1	- 1	58	51.9	73.4
Ligulalänge	- 1	0.1 2	0.1 3	0 3	6.4 3

c. doppelte Varianzanalyse (ohne Daten von C. demissa)			d. t-Teste ("separate") (alle Daten)			
Merkmal	Behandlung	Pflanzenart	Wechselwirkung	C. flava - C. demissa	C. flava - C. serotina	C. demissa - C. serotina
"Blattlänge"	0	21.8	28.2	- 1	- 1	- 1
Blattzahl	45.3	34.4	92.6	36.6	23.8	100
Blatbreite	35.3	0.1	18.5	62.2	0.1	7.0
Blattrippen	32.9	2.6	30.7	65.8	- 1	- 1
Ligulalänge	0	0	8	0	0	87

¹ Die Verteilungen der zu vergleichenden Gruppen weichen stark von der Normalverteilung ab.

² Wegen ungleicher Gruppen-Varianzen wurde der F-Wert von Welch benutzt (Brown & Forsythe (1974)).

³ Irrtumswahrscheinlichkeiten etwas zu tief geschätzt, da Gruppen-Varianzen ungleich.

3.5.2. Entwicklung

3.5.2.1. Blattwachstum, Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse bei Keimlingen im "Neuweiher"

An den markierten Keimlingen im "Neuweiher" mass ich von September 1975 bis Oktober 1976 die Höhe und zählte die grünen, grünbraunen und braunen Blätter. Im Februar und Juli 1977 wurde auch noch nach markierten Keimlingen gesucht, aber nur noch ein geringer Teil davon gefunden. Alle Resultate sind in den Kurven der Abbildungen 3.5.1. und 3.5.2. dargestellt.

C. flava:

Zum Zeitpunkt der Markierung Ende August 1975 hatten die Keimlinge von C. flava etwa 5 cm lange grüne Blätter. Sowie ihre Zahl abnimmt (im Winter v.a.), erreichen sie auch immer geringere Längen. Im Sommer des folgenden Jahres entwickelten sie sich wieder etwa zur gleichen Grösse wie 1975. Die Zahl der grünbraunen und noch mehr die der braunen Blätter wuchs im ersten Winter stärker an, als die Zahl der grünen zurückging. D.h. es werden auch im Winter noch neue Blätter entfaltet. Alle Blätter unterscheiden sich gegenüber solchen von Stockausschlägen und erwachsenen Sprossen durch fädelige, zarte Ausbildung. Nur ein einziger Keimling konnte im Verlauf der 18-monatigen Versuchsperiode das Keimlingsstadium abschliessen, fast alle starben in dieser Zeit (Abb. 3.5.3.). Der eine blühte am 12. 6. 1976 und "entpuppte" sich dabei als C. serotina.

Man kann sich fragen, ob eventuell schon die Markierung an älteren Keimlingen vorgenommen wurde. Dass dies nicht zutrifft, zeigt die geringe Zahl brauner Blätter zu Versuchsbeginn. Die Keimlinge dürften im Alter von ca. 3 Monaten markiert worden sein.

C. serotina:

Die C. serotina-Keimlinge bleiben stets kleiner als die von C. flava, der Kurvenverlauf ist jedoch für die Blattentwicklung und für das Grössenwachstum bei beiden Arten gleich. Abgesehen von der oben erwähnten Ausnahme konnte ich auch bei C. serotina keinen Keimling beobachten, der das

Abbildung 3.5.1.: Keimlingswachstum im "Neuweiher" 1975/76

Ordinate: "Blattlänge"; senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle, Zahlen = Anzahl gemessene Keimlinge

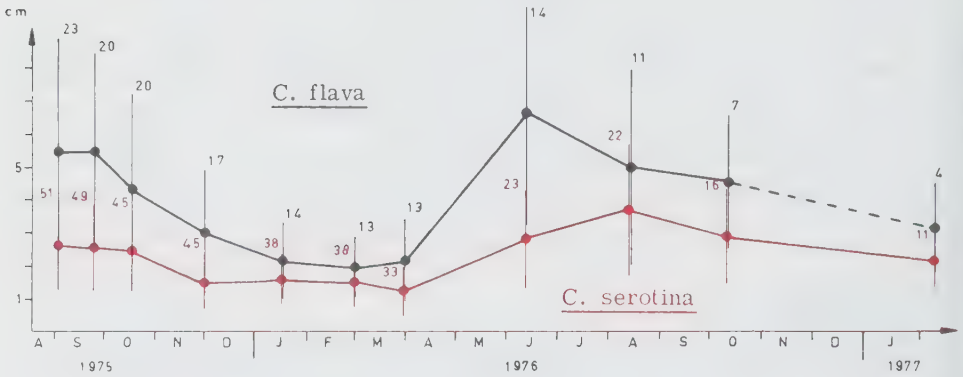
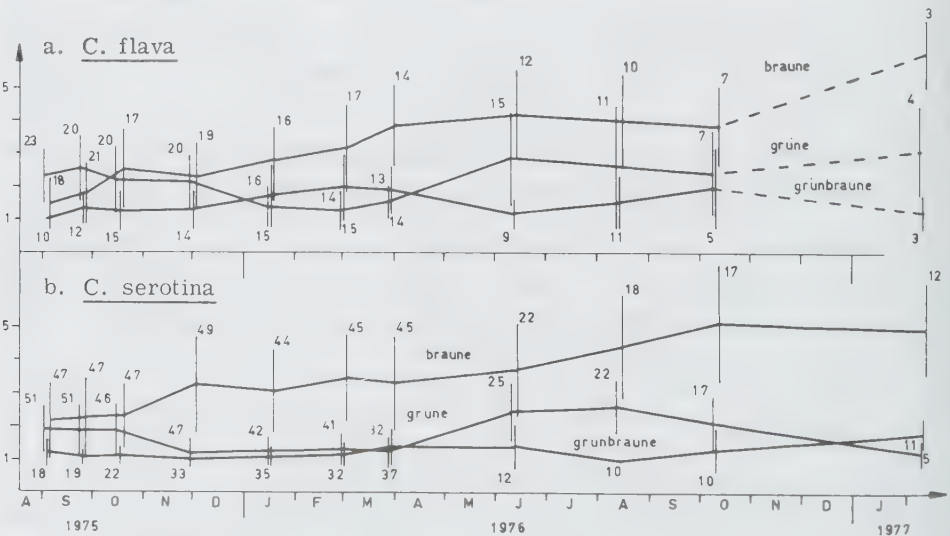


Abbildung 3.5.2.: Blattentwicklung bei Keimlingen im "Neuweiher" 1975/76

Ordinate: Anzahl Blätter pro Keimling; senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle, Zahlen = Anzahl verwertete Keimlinge



Erklärungen:

Mittelwertbildung erfolgte über alle Sprosse, die mindestens ein Blatt der entsprechenden Klasse trugen (grün, grünbraun, braun).

verlorengegangenen von Feinden ausgerissen, zertrampelt oder vom Wasser losgeschwemmt wurden.

3.5.2.2. Stockentwicklung

Die soeben gemachte Feststellung (S. 107), dass Keimlinge eine geringe Chance haben, je das reproduktionsfähige Alter zu erreichen, steht im Gegensatz zu einigen andern Beobachtungen im "Neuweiher". Hier trat zum Beispiel C. serotina an den Rändern im Frühjahr 1974 ausgehobener Weiher neu auf. Es muss sich dabei um Pflanzen handeln, die gekeimt waren und zum Teil im zweiten Sommer (1975) bereits ansehnliche Stöcke entwickelt hatten und blühten.

Auch in Kultur entwickeln sich Keimlinge fast durchwegs zu guten Pflanzen, die im zweiten Jahr blühen können. In einem einfachen Versuch wollte ich abklären, ob ein einziger Keimling zur Neubesiedlung einer Stelle beitragen kann. Ich brachte je 1, 3 und 10 Keimlinge der drei Arten C. flava, C. demissa und C. serotina in kleine Töpfe mit "guter" Erde und protokollierte die Sprossentwicklung. In Abbildung 3.5.4. sind die Resultate dargestellt. Sie zeigen, dass bereits ein Keimling einen lebensfähigen Stock liefern kann. Bei den Ansätzen mit mehreren Keimlingen pro Topf kann man intraspezifische Konkurrenz beobachten, denn das ursprüngliche Verhältnis von 10 : 1, bzw. 3 : 1, schrumpft schnell auf etwa 2 : 1, bzw. 1.5 : 1. Der Einbruch am Schluss aller Versuche ist eher mangelnder Bewässerung als endogenen Faktoren zuzuschreiben.

In grossen Töpfen mit Landerde ist die intraspezifische Konkurrenz unter Keimlingen nicht kleiner (Abb. 3.5.5.). Beim Vergleich muss man aber berücksichtigen, dass die Landerde nährstoffärmer ist als die "gute" Erde in den kleinen Töpfen und somit den Einfluss des Raumangebotes überlagern könnte. Ich machte auch einige Versuche zur interspezifischen Konkurrenz mit C. flava und C. serotina, deren Keimlinge in der Natur gelegentlich zusammen vorkommen. Bei allen Kombinationen änderte das Verhältnis der Arten kaum (dreimal 3 : 1, dreimal 1 : 3, zweimal 2 : 2). Während der einjährigen Beobachtungsperiode war die intraspezifische Konkurrenz stets grösser als die interspezifische. Dies ist offenbar typisch für r-Strategen. Ein weiteres Beispiel ist C. pedunculata (Handel (1978)).

Abbildung 3.5.4.: Sprossentwicklung gekeimter C. flava s.l. -Pflanzen bei drei verschiedenen Anfangsgößen

Ordinate: Anzahl Sprosse pro Topf, schattiert: Anteil fertile Sprosse;
Ansatz: 1 (○), 3 (◐), 10 (●) Keimlinge pro Topf

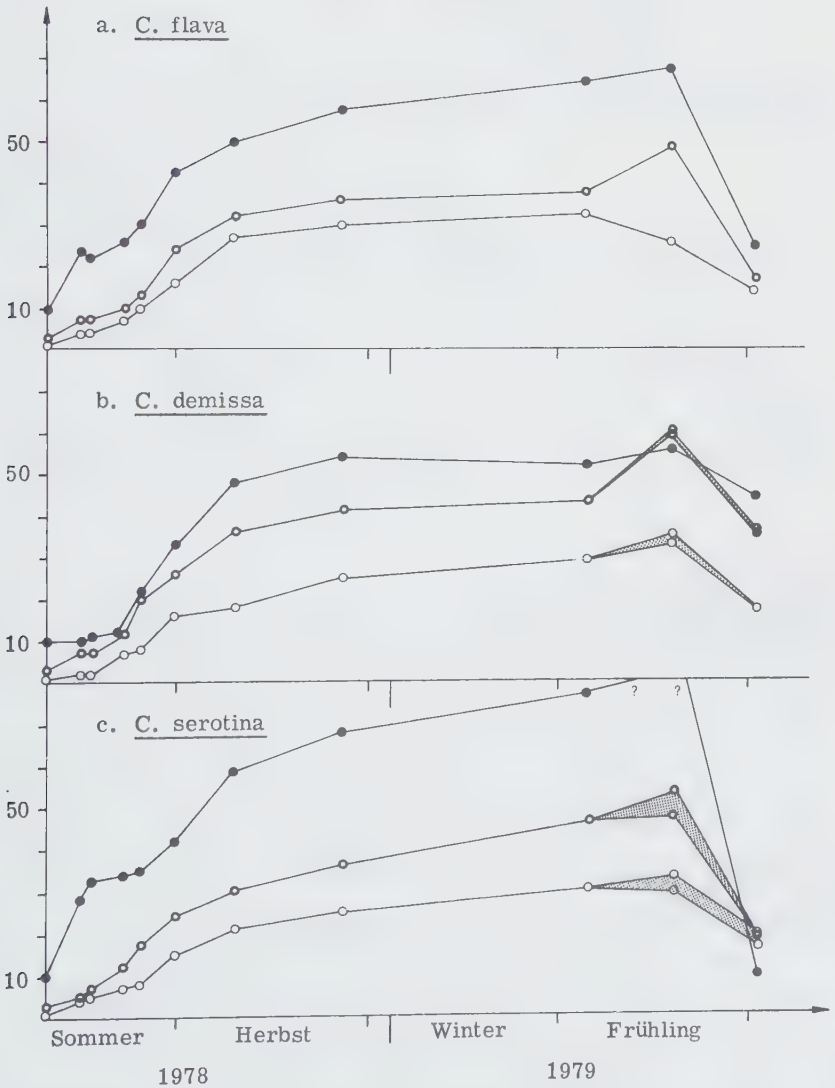
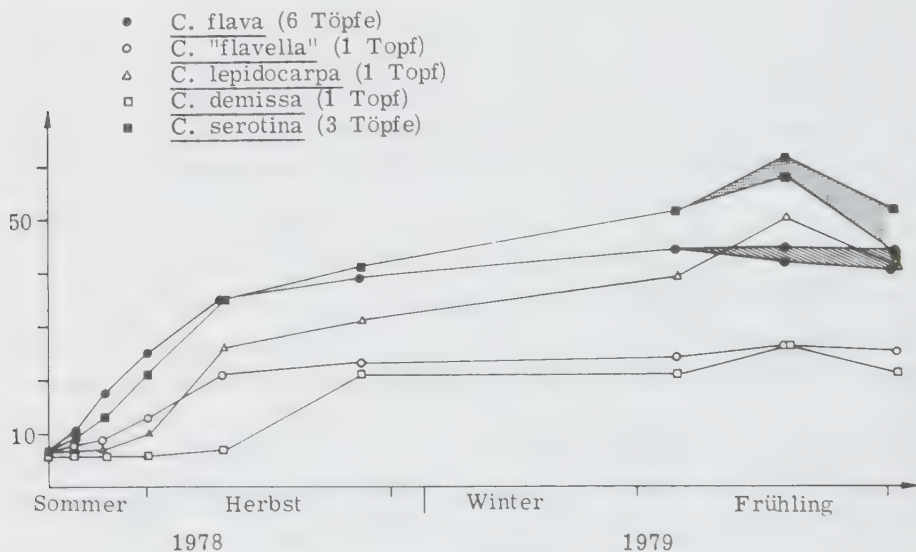


Abbildung 3.5.5.: Sprossentwicklung gekeimter C. flava s.l. -Pflanzen 1978/79

Ordinate: Anzahl Sprosse pro Topf, schattiert: Anteil fertile Sprosse;
Ansatz: 7 (6) Keimlinge pro Topf (gross)

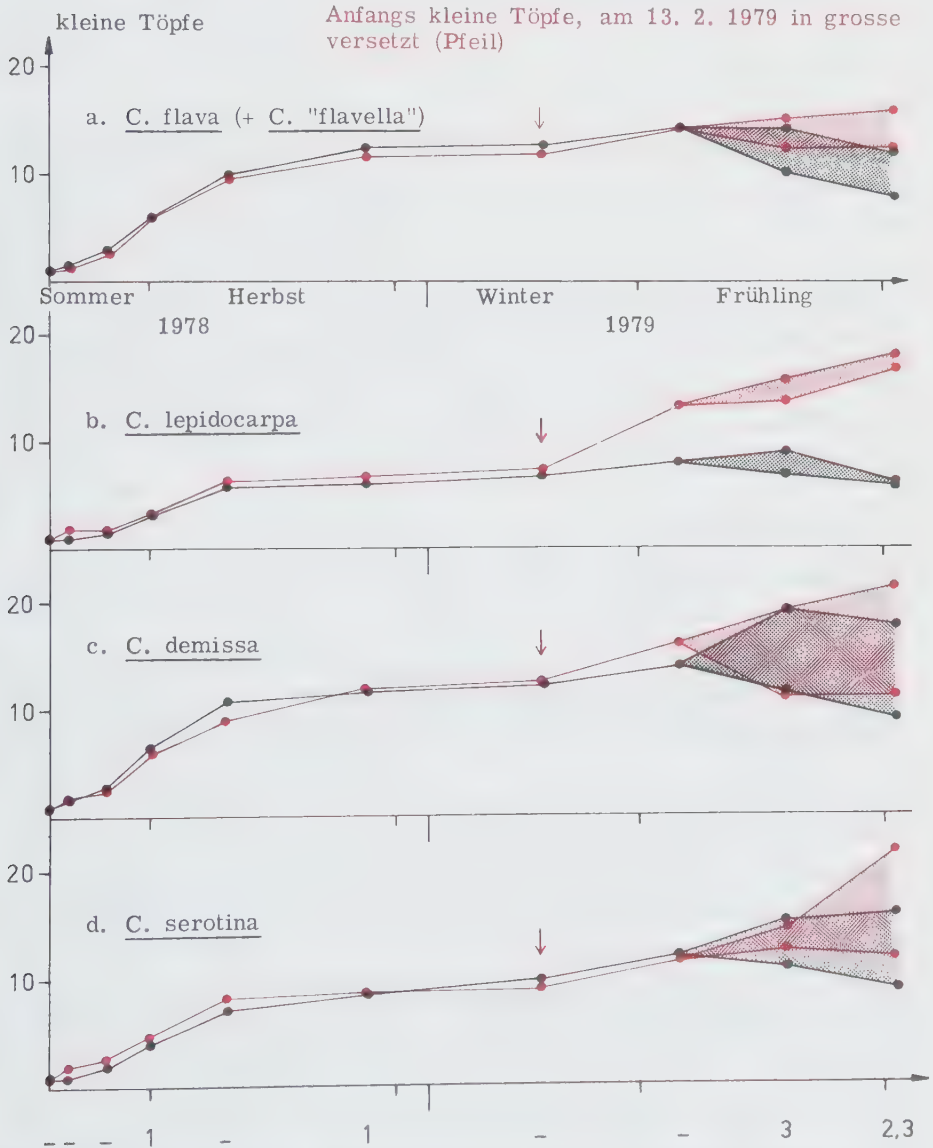


Es wurde nun ausführlicher untersucht, wie sich Einzelkeimlinge der verschiedenen Arten entwickeln. Wie unter "Material und Methoden" beschrieben, wurden je drei Keimlinge von den natürlichen Standorten einzeln in kleinen Töpfen und "guter" Erde kultiviert. Je einer kam später in einen grossen Topf mit Landerde. Mit varianzanalytischen Methoden (BMDP-Programm 2V) wurde getestet, ob zwischen den Arten Unterschiede bezüglich Ausläuferproduktion und Blühfreudigkeit bestehen und welchen Einfluss das Raumangebot (kleine Töpfe - grosse Töpfe) auf diese Merkmale ausübt.

Da von den verschiedenen Arten unterschiedliche Stichprobengrößen vorlagen, wurden für die Auswertung C. flava und C. "flavella" unter C. flava zusammengefasst. Die Durchschnittskurven sind in Abbildung 3.5.6. dargestellt. Die Gesamtzahl der Sprosse pro Topf war nach einer kurzen Anlauf-Phase bei C. flava und C. demissa höher als bei C. lepidocarpa und C. serotina. Zweimal waren diese Unterschiede signifikant. Mit Beginn der

Abbildung 3.5.6.: Sprossentwicklung gekeimter *C. flava* s.l.-Pflanzen in kleinen und grossen Töpfen 1978/79

Ordinate: Anzahl Sprosse pro Topf, schattiert: Anteil fertile Sprosse;
Ansatz: 1 Keimling (mehrere Versuche für jede Kurve)



Signifikante Unterschiede auf 5 %-Niveau: 1: Art - Gesamtsprosszahl, 2: Topfgrösse - Gesamtsprosszahl, 3: Art - Anzahl fertile Sprosse

Vegetationsperiode 1979 glichen sie sich aus. Möglicherweise würde sich das Verhältnis später umkehren; erwachsene Stöcke der schmalblättrigen Arten wachsen nämlich in Töpfen schneller und dichter als die breitblättrigen C. flava und C. demissa (Unterkap. 3.6.3.). Nach ihrer Verpflanzung in grosse Töpfe produzierten alle Arten mehr neue Sprosse als ihre Artgenossen in den kleinen Töpfen, und am Ende der Versuchsperiode wurde dies auch statistisch signifikant.

Ueberraschenderweise ist der Anteil fertiler Sprosse, zumindest während der Versuchsdauer, nicht vom Raumangebot abhängig. Der Grund dafür könnte sein, dass möglicherweise alle fertilen Sprosse bereits vor der Verpflanzung in grosse Töpfe erschienen waren. Dagegen bestehen signifikante Artunterschiede: Die kleinwüchsigen C. demissa und C. serotina blühen intensiver als die andern Arten, erreichen also bereits im ersten Jahr nach der Keimung eine gute sexuelle Reproduktionsrate. Die Topfgrösse wirkte sich sowohl bei der Gesamtsprosszahl als auch beim Anteil fertiler Sprosse bei allen Arten gleich aus.

Zusammenfassung

C. flava s.l. -Keimlinge werden in der Natur häufig gefunden (Kap. 3.6., Tab. 3.6.1. und Kap. 4.3., Tab. 4.3.3.).

Bei andern Carex-Arten, so z.B. C. stricta Lam. (Costello (1936)), C. elata All. (eigene Beobachtungen), C. flacca (Taylor (1956), eigene Beobachtungen), C. rostrata (Shepherd (1975), Bernard (1975)) und C. riparia (Bernard (1975)), ist Keimung in der Natur ein sehr seltenes Ereignis.

Die natürlichen Keimlinge von C. flava s.l. scheinen aber selten zu adulten Pflanzen auszuwachsen. Das kann nur dann vorkommen, wenn genau die richtigen Bedingungen herrschen (d.h. vor allem keine Konkurrenz und gute Wasserversorgung). Solche Bedingungen sind in der Initialphase der Populationsentwicklung gegeben.

Bei C. serotina spielen Keimlinge auch später noch eine Rolle (vgl. Unterkap. 3.1.1., "Vergleich fertile Sprosse - vegetative Sprosse" und Unterkap. 4.3.2.3., "Tritt und Bodenverdichtung"). Sämlinge dieser Art erreichen in Einklang damit am schnellsten eine hohe Reproduktionsrate. Ich konnte sogar einmal beobachten, dass schon im ersten Sommer Samen pro-

duziert wurden. Dies ist jedoch entgegen der Behauptung von Patzke & Podlech (1960) eine Ausnahme.

Keimlinge in Kultur bilden immer Ausläufer und blühhfähige Horste.

3. 6. POPULATIONSENTWICKLUNG

Material und Methoden

Im "Neuweier" untersuchte ich 1975/76 die Populationsentwicklung von C. flava und C. serotina in 19 Stichprobenquadraten von 25 cm Seitenlänge. Die Auswahl der Stichprobenorte wird in Unterkapitel 4.3.2. beschrieben. In den Quadraten zählte ich in Abständen von ca. 3 Wochen (im Spätherbst und Winter ca. 6 Wochen) die Anzahl fertile und vegetative Sprosse von C. flava bzw. C. serotina. Ich teilte sie in 5 cm-Höhenklassen (0-5 cm, 5.1-10 cm, ...) ein. Erst ab August 1975 unterschied ich zusätzlich zwischen Keimlingen und vegetativen Sprossen, wobei allerdings kleinste C. serotina-Sprosse nicht eindeutig eingeteilt werden konnten. An jedem Untersuchungsdatum wurde auch der Blühzustand der Pflanzen festgehalten.

Beim Besuch der andern Standorte in der Schweiz wurden vor allem 1978 Bemerkungen über Dichte, Soziabilität und Anteil Fertile und Keimlinge von C. flava s.l. ins Feldbuch eingetragen.

Ähnliche Beobachtungen wie im "Neuweier" wurden 1978/79 an den eingetopften Pflanzen für alle Arten wiederholt. Allerdings fehlten bei den kultivierten Stöcken Keimlinge. Sie hätten zu Verunreinigungen führen können, denn es wurde angestrebt, in jedem Topf nur ein Individuum zu halten. Im Unterschied zu den Untersuchungen im "Neuweier" handelte es sich hier um kleinere Stichprobenflächen und um solche von absoluter genetischer Einheitlichkeit (vgl. Kap. 1.4., S. 17).

3.6.1. Beobachtungen im "Neuweiher"

Messungen in den Stichprobenquadraten

Für die Stichprobenquadrate stellte ich die Anzahl Sprosse (fertile, vegetative, Keimlinge) als Funktion der Höhenklasse in Form von Histogrammen je Datum dar. Kriterium für die Höhe war: Abstand Boden - oberster grüner Punkt oder Spitze des Blütenstandes.

Drei Merkmale wurden genauer untersucht:

- a) Dichte der fertilen Sprosse (ohne Schneiden als solche erkennbar): Anzahl (lebende) pro Stichprobenquadrat.
- b) Absolute Dichte: Gesamtanzahl (lebender) Sprosse pro Stichprobenquadrat.
- c) Höhenverteilung: Gesamtanzahl und Anzahl fertiler (lebender) Sprosse je Höhenklasse für drei Gruppen von Stichprobenquadraten.

Die Bestandesdichten wurden als Funktion der Zeit in Kurven dargestellt. Für a) und b) wurden aus den Kurven der einzelnen Stichprobenorte Durchschnittskurven für die beiden Arten berechnet.

3.6.1.1. Jahreszeitliche Aenderungen der Sprossdichten in den Stichprobenquadraten

Ich verzichte auf eine Diskussion der Einzelkurven (Abb. 3.6.1.). Abbildung 3.6.2. zeigt die Mittelwerte dieser Einzelkurven.

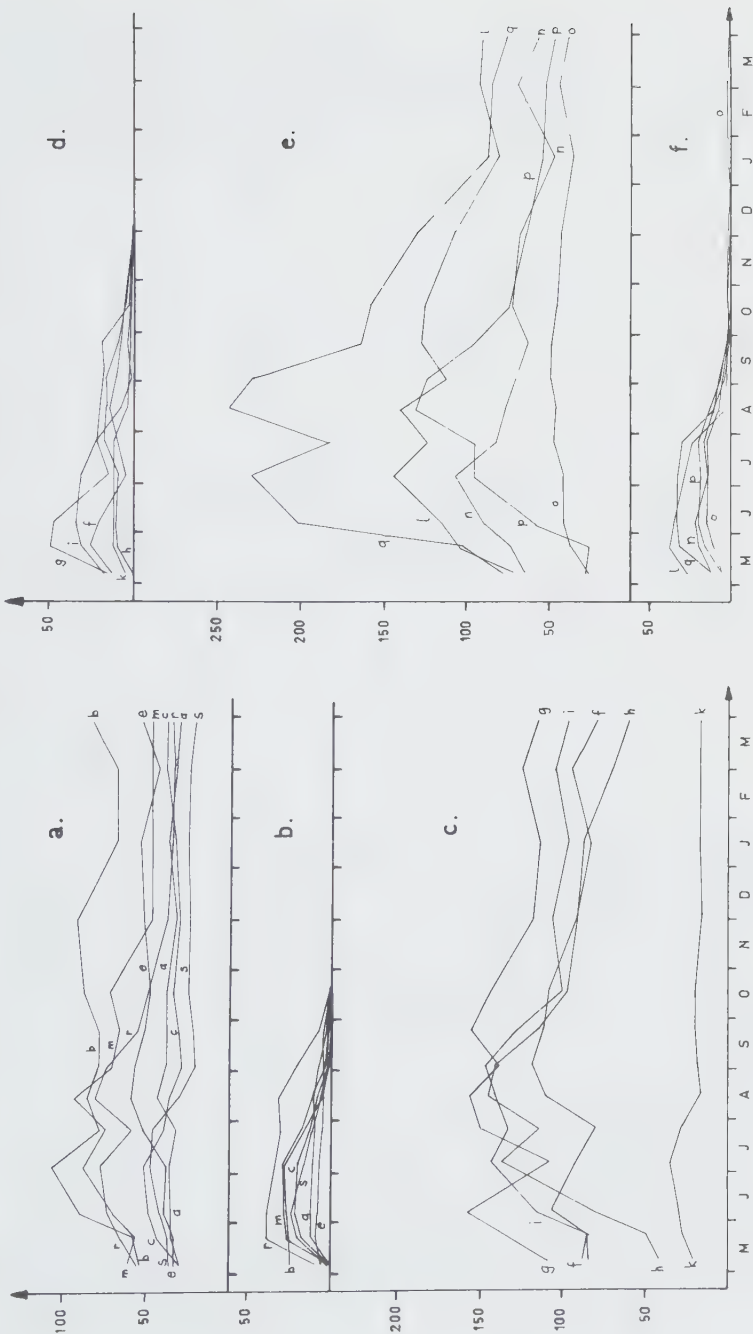
C. flava (Abb. 3.6.1.a. -b., 3.6.2.a.):

Die Dichte der fertilen Sprosse hat von Ende Mai bis Anfang Juni ein Maximum. Dann nimmt sie linear ab und sinkt Mitte Oktober auf Null.

In der absoluten Dichte zeigt C. flava wenig jahreszeitliche Schwankungen. Einzig in den Monaten Juni bis August ist die Dichte leicht erhöht. Im Gesamten beträgt die mittlere absolute Dichte rund 55 Sprosse pro Quadrat von 25 cm Seitenlänge (Abb. 3.6.2.a.). Auch im Winter sind viele grüne Pflanzen vorhanden, wobei aber alle voll ausgebildeten Blätter von der Spitze bis unter die Mitte hinab braun sind. (Nach Jermy & Tutin (1968) überwintern die Blätter von C. flava selten.)

Abbildung 3.6.1.: Jahreszeitliche Dichteschwankungen von C. flava und C. serotina im "Neuweier" 1975/76

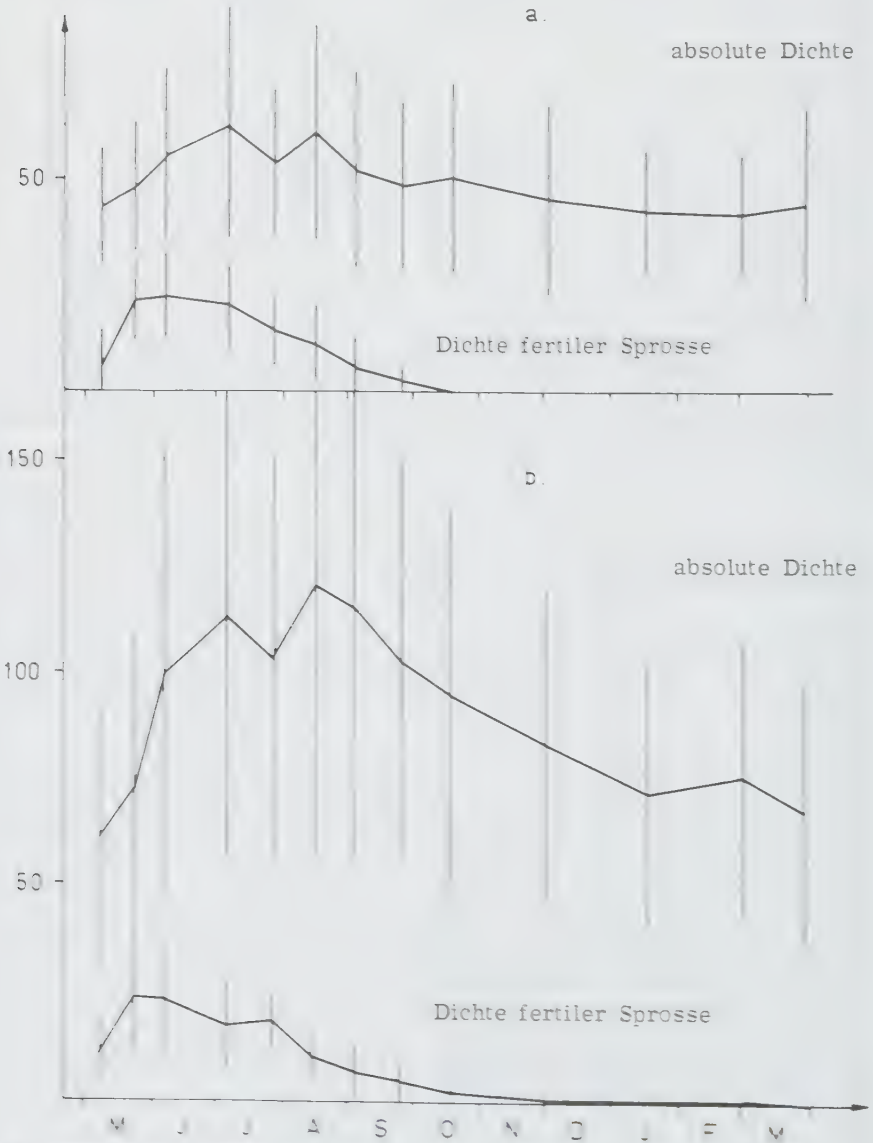
Ordinate: Anzahl Sprosse pro Quadrat von 25 cm Seitenlänge, Buchstaben = Stichprobenorte



a. C. flava (absolute Dichte) b. C. flava (Dichte fertiler Sprosse) c. C. serotina (absolute Dichte)
d. C. serotina (Dichte fertiler Sprosse) e. C. serotina (absolute Dichte) f. C. serotina (Dichte fertiler Sprosse)

Abbildung 3.6.2.: Durchschnittliche jahreszeitliche Dichteschwankungen von C. flava und C. serotina im "Neuweiher" 1975/76

Ordinate: mittlere Anzahl Sprosse pro Quadrat von 25 cm Seitenlänge (aus Abb. 3.6.1. berechnet), senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle



a. C. flava b. C. serotina

C. serotina (Abb. 3.6.1.c.-f., 3.6.2.b.);

Bei C. serotina erreicht die Dichte der fertilen Sprosse ein erstes Maximum Ende Mai/Anfang Juni, und nach einem leichten Abfall wird Ende Juli noch ein Nebenmaximum erreicht (Abb. 3.6.2.b.). Diese Kurve entsteht durch die Ueberlagerung zweier einfacher Optimumkurven. Wie in Kapitel 3.1. bereits gezeigt wurde, lebt C. serotina nur kurz, Ende Juni sterben die ersten Pflanzen bereits ab. Unterdessen entwickelt sich aber eine zweite Generation, die im Sommer zum Blühen kommt. Nachzügler kommen sogar noch etwas später, so dass die letzten fertilen Sprosse erst im November sterben.

C. serotina hat allgemein höhere absolute Dichten als C. flava. Dies ist vor allem der z.T. grossen Keimlingsdichte zuzuschreiben. Anfangs Mai waren solche noch nicht zu finden (vielleicht fielen sie mir noch nicht auf). Wie bei C. flava findet man auch während des Winters viele grüne Pflanzen.

Vereinfacht gesagt erhält man die Kurve von C. serotina durch Verdoppelung aus der von C. flava. Bemerkenswert ist noch, dass beide Kurven Ende Juli ein relatives Minimum aufweisen. Es könnte durch das trockene Wetter der vorangegangenen Wochen verursacht worden sein.

3.6.1.2. Höhenverteilung der Sprosse in den Stichprobenquadraten

Es wäre interessant zu wissen, wie die einzelnen Höhenklassen in einer Population verteilt sind. Ich stellte mir vor, dass die Höhenverteilung die Altersverteilung widerspiegeln könnte. Wie würde sich diese im Jahresablauf verändern? Wann würde die Biomasse ihre Maximalwerte erreichen?

Leider musste ich erkennen, dass die Höhenverteilung nur sehr bedingt einer Altersverteilung entspricht. In Abbildung 3.6.3. sind darum nur die Resultate für die "Hauptsaison" dargestellt. Die Beiträge der einzelnen Höhenklassen wurden kumuliert, so dass die obersten Kurven zugleich die absolute Dichte angeben. Aus zwei Gründen sehen sie etwas anders aus als in Abbildung 3.6.2.: Erstens wurden die Werte der Stichproben nur addiert und nicht gemittelt, und zweitens wurden drei spezielle Gruppen von Stichprobenorten ausgewählt. Diese Gruppen wurden in einer Clusteranalyse gefunden und sind vom Standort her in sich relativ homogen.

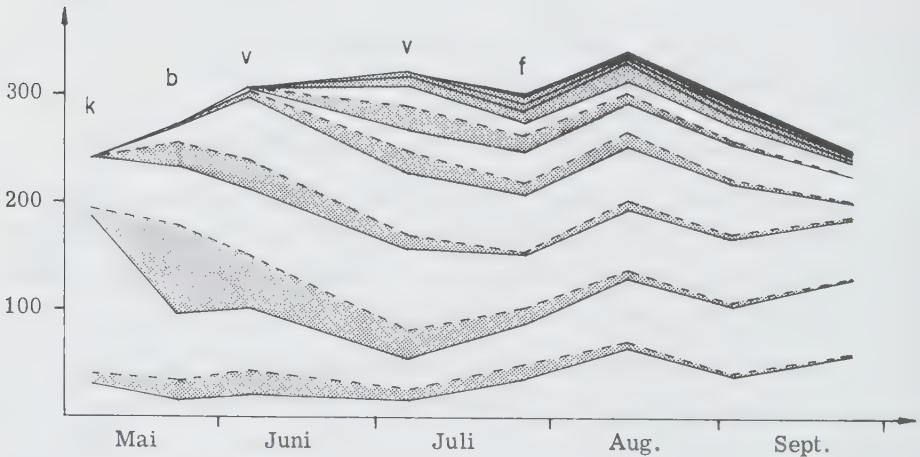
C. flava (Abb. 3.6.3.a.):

Bei genauer Betrachtung der Abbildung 3.6.3.a. kann man feststellen, wie das relative Minimum in der absoluten Dichte bei C. flava entsteht: Es hängt wohl doch nicht, wie oben vermutet, mit der trockenen Witterung zusammen. Darauf müssten besonders empfindlich die Keimlinge reagieren, welche den Hauptanteil der 5 cm-Klasse ausmachen. Hingegen beginnen die fertilen Sprosse im Juli abzusterben. Im August erscheint dann der Hauptharst der Keimlinge, so dass nochmals ein Maximum der absoluten Dichte erreicht wird.

Die Zahlen der vegetativen Sprosse unterliegen im Sommer nur geringen Schwankungen. Das Aussehen eines Bestandes von C. flava ändert in dieser

Abbildung 3.6.3.: Änderungen in der Höhenverteilung von C. flava- und C. serotina-Sprossen im "Neuweiher" 1975

Ordinate: Anzahl Sprosse, schattiert: Anteil fertiler Sprosse



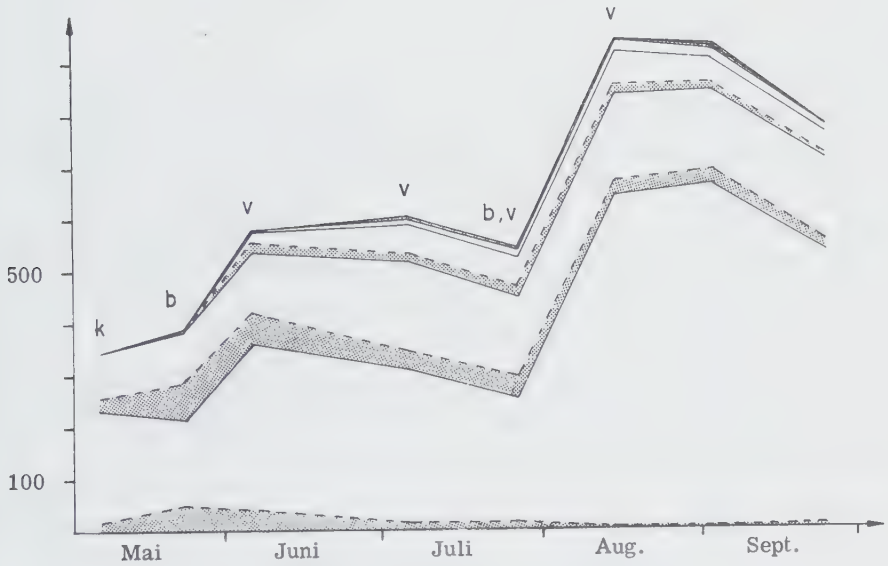
a. C. flava, Stichprobenorte a, c, e, m, r, s

Erklärungen:

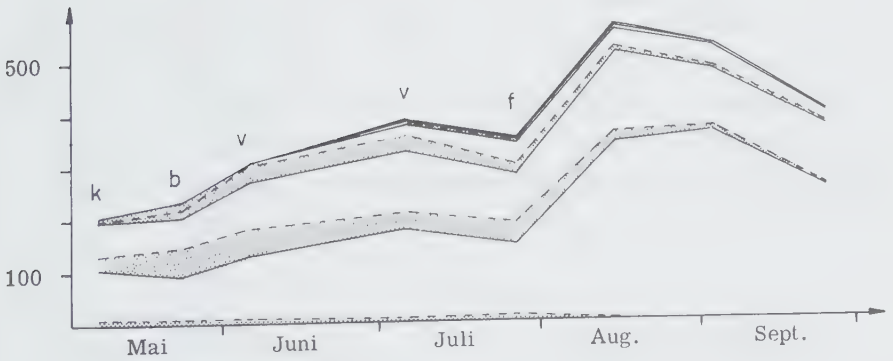
k = knospend, b = blühend, v = verblüht, f = fruchtend

Die unterste ausgezogene Kurve gibt die Anzahl Sprosse an, die nicht höher als 5 cm sind, die zweitunterste die Anzahl Sprosse, die nicht höher als 10 cm sind usw.

Abbildung 3.6.3.: Fortsetzung



b. *C. serotina*, Stichprobenorte f, g, h, k, q



c. *C. serotina*, Stichprobenorte i, n, o, p

Zeit wenig; es erscheinen einzig immer mehr Fruchtstände über den höchsten Blättern (und bleiben natürlich auch noch im abgestorbenen Zustand sichtbar).

C. serotina (Abb. 3.6.3.b.-c.):

Bei C. serotina könnte der Rückgang der absoluten Dichte im Juni eher mit der Witterung zusammenhängen als bei C. flava, da er hier auf das Konto der 5 cm-Klasse (und damit der Keimlinge) geht. Ueberhaupt scheinen die Schwankungen in der Dichte der C. serotina-Populationen vor allem die Schwankungen der Keimlingsdichte wiederzugeben. Im Hochsommer erscheinen sie in so grosser Zahl, dass sie etwa zwei Drittel der ganzen Population ausmachen. Natürlich ist ihr Anteil an der Biomasse viel geringer. An den Stichprobenorten f, g, h, k, q wachsen mehr C. serotina-Pflanzen als an den Stichprobenorten i, n, o, p, wo vor allem der Tritteinfluss fehlt und der Boden etwas aufgelockert ist.

Zusammenfassend kann man für die "Hauptsaison" folgendes sagen:

C. flava bildet relativ ausgeglichene Bestände, die über die Hauptvegetationsperiode in Dichte und Höhe wenig ändern. Der Boden wird besetzt gehalten, um nicht etwa Konkurrenten Platz zu lassen. (Gegen viele Konkurrenten unterliegt allerdings C. flava.) Wie es sich für einen r-Strategen gehört, füllt C. serotina nur wenn die Bedingungen optimal sind, nämlich im Hochsommer, ihr Areal mehr oder weniger aus. Da diese Bedingungen auch dann noch für die meisten andern Pflanzen schlecht sind oder zu kurz andauern, braucht C. serotina gar nicht mit Konkurrenz zu rechnen. Die durchschnittliche Bestandeshöhe schwankt im Vergleich zur Dichte bei C. serotina wenig, und die Aenderungen in der Biomasse sind ebenfalls kleiner als die in der Dichte.

3.6.2. Beobachtungen an den anderen Standorten in der Schweiz

In Tabelle 3.6.1. sind Beobachtungen über Dichte, Soziabilität, Anteil Fertile und Anteil Keimlinge zusammengefasst. Diese wurden an den verschiedenen Standorten in der ganzen Schweiz gemacht.

Tabelle 3.6.1.: Populationsstruktur von C. flava s.l. an natürlichen Stand-
orten in der Schweiz

Art	Standort	Dichte ¹	Soziabi- lität ²	%-Anteil fertile Sprosse ³	Keim- linge ⁴
<u>C. flava</u>	Lauterbrunnen 1	1	++	60	-
	Rüte 2	1	+	60	-
	Saignelégier 1	1	++	35	-
	Menzingen	1	+	40	(+)
	Wetzikon	r	+	?	-
	Amriswil 2	2	++	55	-
	Schötz	1	++	42	-
	Burgäsch	1	+	37	-
	Zürich	2	++	47	-
	Regensdorf	2	+++	45	-
	Nussbaumen	r	+	(85)	-
	Filzbach 2	1	++	70	-
<u>C. "flavella"</u>	Kerns	2	+	35	-
	Peist 1	1	+	45	-
	Peist 2	+	+	?	-
	Lauterbrunnen 2	2	+	50	-
	Alt-St. -Johann	1	+	60	-
<u>C. lepidocarpa</u>	Peist 2	3	+	50	+
	Breil 2	2	++	70	(+)
	Filzbach 1	2	+++	40	-
<u>C. demissa</u>	Rüte 1	r	+	(50)	-
	Mels 1	1	++	25	-
	Rehetobel	3	+	45	+
	Novaggio	+	+++	45	?
<u>C. serotina</u>	Saignelégier 2	2	++	47	-
	Breil 2	3	-	37	++
	Wetzikon	2	-	65	(+)
	Erlach 1	1	±	60	+
	Erlach 2	2	±	55	+
	Benken 1	1	+	45	+
	Benken 2	1	-	30	-
	Caslaro	1	+	55	-
<u>C. flava x C. demissa</u>					
	Mels 2	1	++	50	?
<u>C. flava x C. serotina</u>					
	Wetzikon	+	+	85	-
	Benken 1	+	++	35	-
	Benken 2	1	++	62	?

Obwohl die Tabelle aufgrund mehrerer Beobachtungen zusammengestellt wurde, ist doch zu beachten, dass sie niemals den Genauigkeitsgrad der Tabelle 4.3.3. in Unterkapitel 4.3.2. erreicht. Denn der Standort "Neuweierher" wurde in mehreren hundert Stunden intensiv untersucht. Insbesondere für das Feststellen von Keimlingen ist oft eine lange Beobachtungsdauer notwendig.

Für die Tabelle möchte ich darum auf eine statistische Auswertung verzichten. Einige Interpretationen seien mir dennoch gestattet:

Die breitblättrigen Arten (C. flava, C. "flavella" und C. demissa) wachsen in geringerer Dichte als die schmalblättrigen Arten (C. lepidocarpa und C. serotina).

Die "Gebirgsrasse" C. "flavella" kommt nie zur Bildung mittlerer bis grosser Horste. Sie unterscheidet sich also von C. flava nicht nur durch geringeres Sprosswachstum (Unterkap. 3.1.2.), sondern auch durch geringeres Populationswachstum. Beides widerspiegelt einfach die härteren Bedingungen, vor allem die kurzen Sommer, denen sie in den hohen Lagen unterworfen ist. C. serotina wächst als einzige Art öfters auch rasig.

Der Anteil fertiler an der Gesamtzahl der Sprosse scheint bei allen Arten um 50 % zu liegen. Dabei muss berücksichtigt werden, dass Sprosse, die sich zum Zeitpunkt der Beobachtung im vegetativen Zustand befinden, später noch Blütenstände entwickeln können. Der Anteil der fertilen Sprosse

Anmerkungen zu Tabelle 3.6.1.:

¹ In Bedeckungsgraden nach Braun-Blanquet (Knapp (1971))

² Populationswachstum:

rasig	-	} intermediär ±
kleine Horste	+	
mittlere Horste	++	
grosse Horste	+++	

³ Anteil der fertilen Sprosse bezogen auf alle exklusive Keimlinge in %. Zahlen in Klammern beziehen sich auf unsichere Feststellungen. In der Regel wurden je zwanzig Sprosse "zufällig" ausgewählt an 1-3 Beobachtungstagen.

⁴ Keimlinge:

keine gefunden	-
vorhanden	+
viele vorhanden	++

Klammern zeigen wieder unsichere Angaben an.

im "Neuweiher" ist nicht geringer. Im letzten Unterkapitel (3.6.1.) und in Kapitel 4.3. wurde er aber auf alle Individuen, also inklusive Keimlinge, bezogen.

Aus der letzten Kolonne in Tabelle 3.6.1. geht hervor, dass die schmalblättrigen Arten mehr Keimlinge haben als die breitblättrigen. Dies kommt daher, dass C. lepidocarpa und C. serotina als die konkurrenzschwächeren Arten lückige Vegetationen bevorzugen (vgl. Tab. 4.1.1., S. 132 f.), wo eben die Keimlinge bessere Ueberlebenschancen haben. Dort ist auch genügend Platz vorhanden, eine relativ dichte Population zu entwickeln. Infolgedessen zeichnen sich die schmalblättrigen Arten zusätzlich durch grosse Dichte aus. Der grössere Keimlingsanteil bei diesen Arten kann also nicht als Artmerkmal betrachtet werden. Anscheinend entsprechend verhalten sich nämlich auch C. demissa (in "Rehetobel") und C. flava (an verschiedenen Stellen im "Neuweiher"), wenn die Begleitflora schwach entwickelt ist.

3.6.3. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen

Für über hundert Stöcke in Kultur protokollierte ich von Frühling 1978 bis Sommer 1979 die Anzahl aller Sprosse und die Anzahl fertiler Sprosse. Jeder Stock wuchs in einem Topf von 12 cm Durchmesser in Landerde auf. Wie in Unterkapitel 3.1.2. diskutiere ich auch hier nur die Beobachtungen, welche bei reinen Arten gemacht wurden.

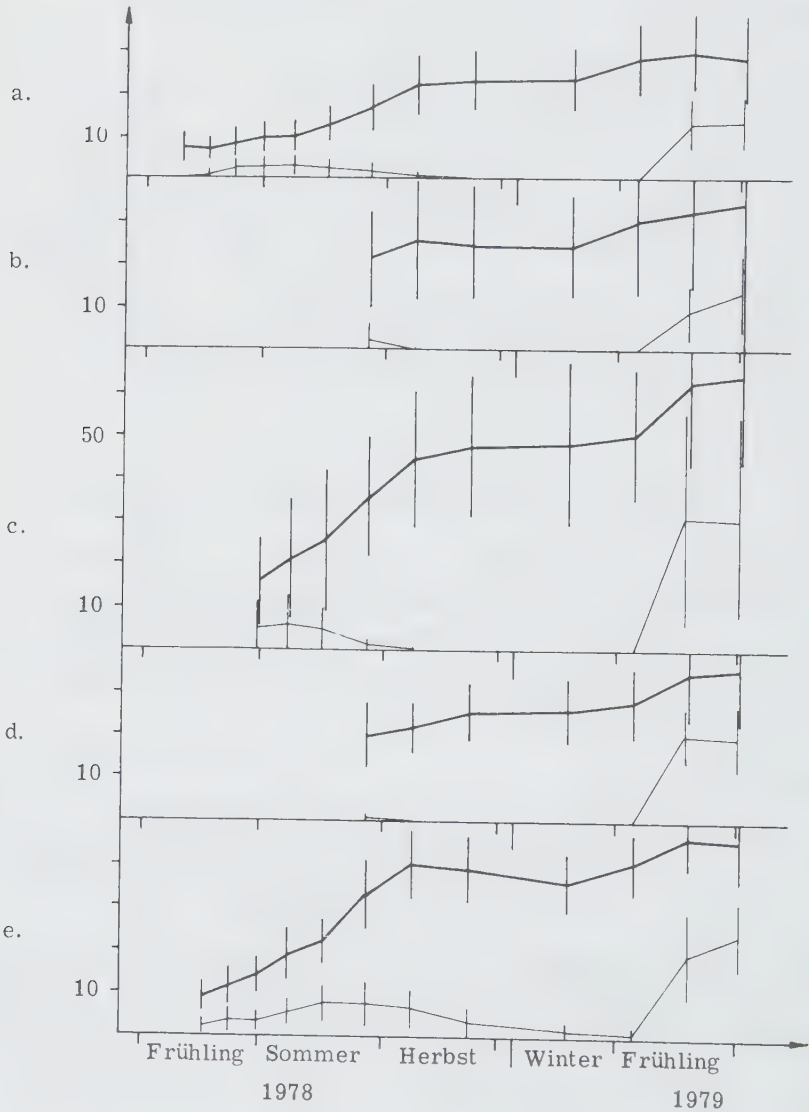
Stockentwicklung

In Abbildung 3.6.4. habe ich die Durchschnittskurven jeder Art dargestellt. Alle Arten entwickelten sich nach ihrer Verpflanzung im Frühling 1978 besonders intensiv. Um die Jahreswende trat dann ein allgemeiner Wachstumsstop ein. Bei C. serotina sank sogar in dieser Zeit die Dichte. In der zweiten Vegetationsperiode in Kultur nahm die Dichte nochmals, aber nicht mehr stark, zu. Am Ende der Beobachtungsperiode trat überall eine Stabilisierung ein. Offenbar hatten die Stöcke eine maximale Grösse erreicht, die von der Topfgrösse und dem Substrat vorgegeben war. Unterscheiden sich diese Dichtemaxima der verschiedenen Arten? Spielt auch die Herkunft

Abbildung 3.6.4.: Sprossentwicklung eingetopfter *C. flava* s.l.-Stöcke 1978/79

Ordinate: mittlere Anzahl Sprosse pro Topf von 12 cm Durchmesser,
senkrechte Striche = einfache Streuungsintervalle

— Gesamtsprosszahl — fertile Sprosse



a. *C. flava* b. *C. "flavella"* c. *C. lepidocarpa* d. *C. demissa* e. *C. serotina*

eine Rolle? In Tabelle 3.6.2. sind die Dichtewerte nochmals zahlenmässig dargestellt.

Tabelle 3.6.2.: Gesamtzahl Sprosse pro Topf am Ende der Versuchsperiode (Juni 1979)

Art	Herkunft	Anzahl Töpfe	mittlere Sprosszahl	Streuung
<u>C. flava</u>	ganze Schweiz	44	28	10
	Rüte 2	5	34	11
	Saignelégier 1	5	31	9
	Menzingen	4	33	8
	Amriswil 2	5	30	7
	Kreuzlingen 1	5	13	13
	Schötz	5	29	10
	Burgäschi	5	26	4
	Zürich	5	30	3
	Nussbaumen	5	26	6
<u>C. "flavella"</u>	ganze Schweiz	9	34	21
<u>C. lepidocarpa</u>	ganze Schweiz	10	64	20
<u>C. demissa</u>	ganze Schweiz	8	35	13
<u>C. serotina</u>	ganze Schweiz	28	46	10
	Saignelégier 2	5	43	10
	Wetzikon	4	39	5
	Kreuzlingen 2	5	49	10
	Erlach 2	5	52	8
	Benken 1	5	42	11
	Caslano	4	48	11

Für C. flava und C. serotina ist genug Material vorhanden, um auch die verschiedenen Werte je nach Herkunft anzugeben. Wie sich in Varianzanalysen (BMDP-Programm 2V) zeigte, sind die Artunterschiede hoch signifikant (Irrtumswahrscheinlichkeit $P < 0.01 \%$). Dies gilt auch während der Stagnationsphase im Winter. Zu dieser Zeit ist bei C. flava und C. serotina kein Einfluss der Herkunft nachweisbar. Am Ende der Beobachtungsperiode wurde bei C. flava aber ein solcher bemerkbar ($P = 1.7 \%$), da einige Stöcke von "Kreuzlingen 1" am Absterben waren.

Die Unterschiede bestehen zwischen den schmalblättrigen und den breitblättrigen Arten. C. lepidocarpa und C. serotina bilden die dichtesten Stöcke aus.

Die Korrelation "schmale Blätter - hohe Dichte" kann man natürlich auch als Kausalzusammenhang deuten. Ich muss nun die am Ende des letzten Unterkapitels (3.6.2.) gemachte Feststellung relativieren: Die Dichteunterschiede zwischen schmalblättrigen und breitblättrigen Arten an natürlichen Standorten sind nicht nur eine Folge verschieden starker Konkurrenz, sondern auch endogen verursacht. Hohe Dichte ist also ein Artmerkmal von C. lepidocarpa und C. serotina. Ihr grösserer Keimlingsanteil an natürlichen Standorten wird aber nur durch fehlende Konkurrenz verursacht.

Produktion fertiler Sprosse

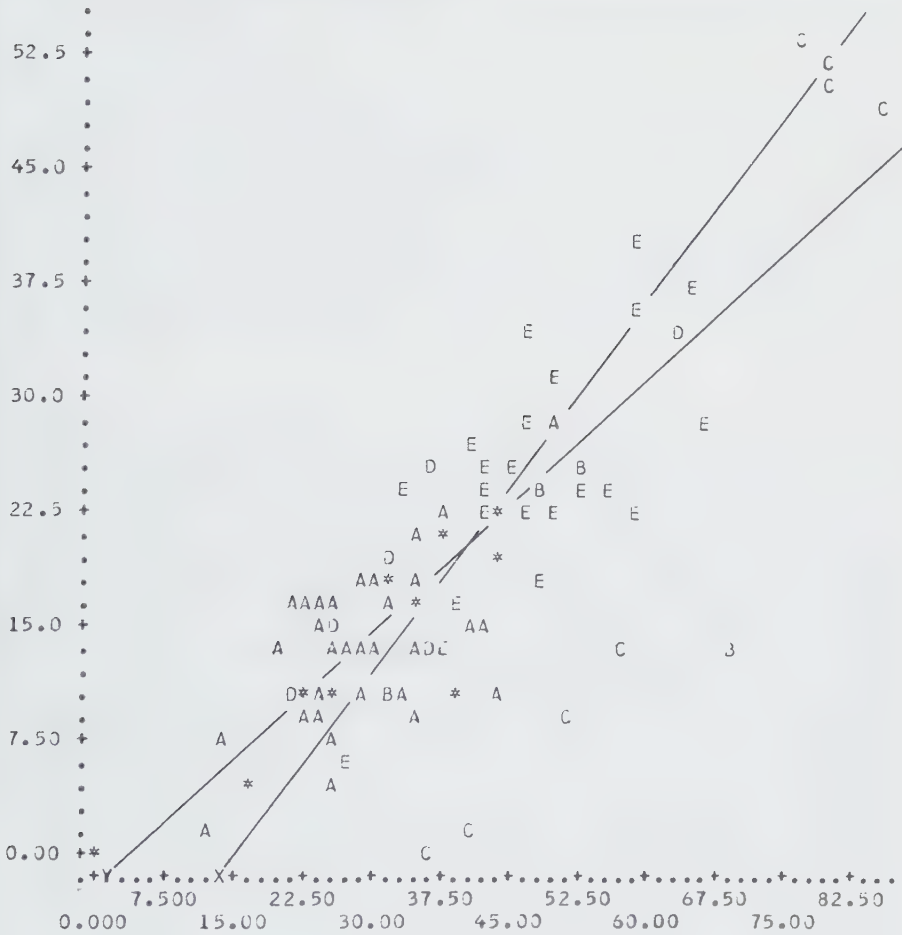
In Abbildung 3.6.4. ist auch der Anteil fertiler Sprosse bei jeder Art pro Topf dargestellt (dünn ausgezogene Kurven). Die Werte für 1978 möchte ich nicht auswerten, da sich die Pflanzen in Kultur bezüglich Stengelproduktion anscheinend verschieden schnell anpassten. Während nämlich im Juni 1979 die Anzahl fertiler Sprosse eng mit der Gesamtzahl Sprosse pro Topf korreliert war, konnte dies zum gleichen Zeitpunkt 1978 noch nicht gesagt werden. Die Verhältnisse im Juni 1979 (Ende der Beobachtungsperiode) sind im Streudiagramm der Abbildung 3.6.5. dargestellt. Auch in der Anzahl fertiler Sprosse pro Stock unterscheiden sich die Arten hoch signifikant (Irrtumswahrscheinlichkeit $P < 0.01 \%$). Wiederum bilden C. lepidocarpa und C. serotina am meisten, diesmal fertile, Sprosse pro Topf. All dies ist eine logische Folge der engen Korrelation zwischen Gesamtdichte und Anzahl fertiler Sprosse. D.h. der prozentuale Anteil fertiler Sprosse zur Gesamtzahl der Sprosse ist bei den einzelnen Arten nicht verschieden. Die gleiche Beobachtung wurde an den natürlichen Standorten gemacht (Unterkap. 3.6.2., S. 122).

Zusammenfassung

Populationsentwicklung ist die Folge aller Individualentwicklungen von Sprossen an einem Ort. Die Sprossentwicklung habe ich in Kapitel 3.1. besprochen. Ich möchte jetzt nur noch zusammenfassende Bemerkungen zur Sprosszahl als Funktion der Zeit machen.

Auch hierzu geht einiges aus einem andern Kapitel (3.5.) bereits hervor.

Abbildung 3.6.5.: Anzahl fertiler Sprosse (Ordinate) bezogen auf die Gesamtdichte (Abszisse) pro Topf (berechnet und gedruckt mit BMDP-Programm 6D)



Korrelationskoeffizienten:

A	0.70
B	0.78
C	0.94
D	0.91
E	0.70
<u>C. flava</u> s.l.	0.83

A = C. flava B = C. "flavella" C = C. lepidocarpa D = C. demissa

E = C. serotina * = mehrere Arten

X—, Y— = Regressionslinien

Es wurde dort gezeigt, wie aus einem Keimling unter günstigen Bedingungen im Laufe eines Jahres ein kleiner Horst entstehen kann. Dies ist im Initialstadium der Populationsentwicklung und vor allem bei C. serotina von Bedeutung.

In der nächsten Phase der Populationsentwicklung nimmt die Dichte besonders durch Stockwachstum weiter zu. Bei fehlender Konkurrenz (z.B. in Töpfen) entwickeln sich dabei C. lepidocarpa und C. serotina am schnellsten und erreichen die grössten Dichten. In dieser Phase ist die Zunahme der Populationsgrösse proportional der Populationsgrösse selbst. Vom entsprechenden Proportionalitätsfaktor r stammt die Bezeichnung r -Strategie. C. lepidocarpa und C. serotina sind also im definitorischen Sinne r -Strategen!

Die letzte Phase des Populationswachstums ist normalerweise gekennzeichnet durch eine Stabilisierung der Dichte auf einem vom Standort vorgegebenen Maximalwert. Pflanzen, die diese Kapazität K des Standorts ausschöpfen können, definiert man als K -Strategen. C. flava ist an konkurrenzarmen Standorten dazu befähigt, eine konstante Populationsdichte während des ganzen Jahres aufrecht zu erhalten. Die Bestandesdichte der r -Strategin C. serotina schwankt dagegen erheblich von Ort zu Ort und mit den Jahreszeiten. Relativ innerhalb der Gruppe könnte man C. flava noch als schwachen K -Strategen bezeichnen. (Für die andern drei Arten, nämlich C. "flavella", C. lepidocarpa und C. demissa, wurden keine kontinuierlichen Dichtemesungen in Natur durchgeführt. Sie dürften sich aber in der Konstantphase der Populationsentwicklung intermediär zu C. flava und C. serotina verhalten.)

Nach den Resultaten dieses Kapitels können die Arten der C. flava s.l. in zwei Gruppen eingeteilt werden:

1. Die breitblättrigen Arten C. flava, C. "flavella" und C. demissa. Sie ertragen schwache Konkurrenz. Sie stehen zwischen K -Strategen und extremen r -Strategen.
2. Die schmalblättrigen Arten C. lepidocarpa und C. serotina. Sie ertragen keine Konkurrenz. Es sind typische r -Strategen. Wie an andern Stellen gezeigt wird (Kap. 3.1. und 5.1.), gleicht C. lepidocarpa

aber noch in vielen Merkmalen stärker C. flava als C. serotina. Sie ist ein schlecht angepasster r-Strategie.

3.7. FEINDE UND PARASITEN

Die hier abschliessend zur Phänologie erwähnten Beobachtungen wurden jeweils nebenbei und unsystematisch gewonnen. Sie wurden als diverse Notizen im Feldbuch eingetragen.

3.7.1. Verbiss

C. flava dient selten als Tierfutter. Verbissschäden an Blättern und Fruchtständen könnten von Wasservögeln, Mäusen, Rotwild und allenfalls Hasen verursacht werden. Allerdings kann ich nur zwei sichere Angaben machen (aus dem "Neuweiher"): C. flava-Fruchtstände werden ab und zu von Rehen verbissen, und C. serotina ist, vor allem im Herbst und Winter, wenn andere Kräuter schon verdorrt sind, eine beliebte Grunnahrung von Erdmäusen (Microtus agrestis L.). Verbissschäden an C. flava und C. serotina in Kultur verursachten möglicherweise Vögel.

Sehr selten ist Schneckenbefall. In Kultur wurden Keimlinge von C. flava s.l. und z.B. ein C. flava-Stock von "Zürich" davon betroffen. Normal-kräftige Pflanzen werden nicht gefressen. Im "Neuweiher" konnte ich beobachten, wie Blätter von wenig vitalen C. flava-Pflanzen zwischen den Leitbündeln von Schnecken ausgefressen wurden. Clymo (1962) fand bei C. lepidocarpa und C. demissa nie Schneckenbefall.

3.7.2. Parasiten

Beim Sammeln von Früchten findet man sehr häufig Insekten und Spinnen. Im "Neuweiher" beispielsweise beherbergten an einer zufällig ausgewählten Stelle mehr als 50 % aller C. flava-Fruchtstände Spinnen. Als zweithäufig-

ste auffällige Gruppe findet man auf C. flava s.l. -Fruchtständen Blattwanzen. Selten sind Fruchtschläuche angefressen. Diese Tiere dürfen wohl weder als Feinde noch als Parasiten bezeichnet werden, und trotzdem gehören sie irgendwie zu C. flava s.l. Bei allen meinen Beobachtungen fand ich nur einen tierischen Parasiten. Es ist die Gallmücke Wachtliella riparia, die C. flava in "Saignelégier", "Kreuzlingen" ("Neuweiher") und "Kaltbrunn" befiel. Die betroffenen Schläuche verändern ihr Aussehen in charakteristischer Art und Weise: Sie werden derbwandig und die breiteste Stelle verschiebt sich von der Basis zur Mitte. Auf den andern Arten der Gruppe kommt die Gallmücke nicht vor, da ihr die Schläuche zu eng sind. Bisher war Wachtliella riparia nur von C. brizoides Jusl., C. caryophyllea Latourr., C. disticha Hudson, C. divulsa Stokes, C. muricata L., C. pairaei F. Schultz und C. vulpina L. her bekannt.

Pilze unbekannter Art findet man oft auf abgestorbenen Pflanzen. In einem Fall konnte ich eine gekeimte Pilzspore in der Epidermis von C. flava beobachten. Brandpilze (Ustilaginales) fand ich nie auf C. flava s.l. Auch Nannfeldt (1979) schreibt, dass die Arten der C.-Sektion Extensae Fr. "als ganzes überraschend wenig attraktiv für Anthracoidea" (Ustilaginales) sind. Andere Carex-Arten werden häufiger von Brandpilzen befallen.

Zusammenfassung

C. flava s.l. ist eine Pflanze mit erstaunlich wenig Feinden und Parasiten. Dies dürfte auch für den Vergleich mit andern Carex-Arten Gültigkeit haben; insbesondere ist dort Schädlingsbefall häufiger. Die Hypothese ist verlockend, dass es das örtlich und zeitlich stark begrenzte Auftreten von C. flava s.l. allfälligen Parasiten schwer machte, sich auf sie spezialisieren zu können. Auch haben Pflanzenfresser bei ihrer Futtersuch-Strategie Suchbilder. Falls die Hypothese richtig ist, würde sie einen weiteren Baustein im Merkmalskomplex r-Strategie darstellen.

IV. Ökologie

4.1. BESCHREIBUNG DER STANDORTE

Um eine Liste von C. flava s.l.-Standorten in der Schweiz zu erhalten, studierte ich Herbarmaterial der Universität Zürich (Z), der ETH-Zürich (ZT) und der Universität Bern (BERN, Vergleichsherbar für die Kartierung der Schweizerflora). Ich wählte von der Liste Standorte aus, die in Bezug auf Arten, Oekologie, geographische und Höhenlage ein möglichst grosses Spektrum boten. Für C. lepidocarpa und C. demissa existieren in den erwähnten Herbarien nur wenig richtig bestimmte Belege. Zudem fand ich an mehreren Orten, von denen gute Angaben betreffend C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina vorliegen, nur noch C. flava. Obwohl ich viele davon nicht weiter besuchte, überwiegen die C. flava-Standorte in meiner Auswahl.

Eine Uebersicht wurde bereits in der Einleitung gegeben. Nach einer kurzen Charakteristik in Tabellenform (Tab. 4.1.1.) beschreibe ich die Standorte im Einzelnen.

Tabelle 4.1.1.: Charakterisierung der *C. flava* s. l. -Standorte

Standort Nr. Gemeinde	Höhe ü. M. (m)	1 Tritt	Bodenver- 2 dichtung	Kalk 3	pH 4	Bodenbe- 5 deckung	Moos 6	Arten 7
1 Kerns	1910	.	.	0	5.15	95	+	fla
2 Peist 1	1920	.	.	0	6.94	99	+	fla
3 Peist 2	1910	.	-	0	6.85	50	+	lepi, fla
4 Lauterbrunnen 1	1500	.	.	0	6.82	85	+	flav
5 Lauterbrunnen 2	1525	.	+	0	6.52	38	.	fla
6 Alt-St. -Johann	1310	.	.	0	5.31	99	+	fla
7 Rüte 1	1160	++	.	0	6.30	95	+	demi, flav
8 Rüte 2	1110	.	.	1	6.60	99	+	flav
9 Disentis	1040	.	+	0	7.52	93	.	flav, sero, lepi
10 Mels 1	1030	++	.	0	5.45	95	+	demi, flav x demi, flav
11 Mels 2	1040	.	.	0	5.04	99	++	demi, flav x demi, flav
12 Saignelégier 1	1000	+	.	0	6.55	99	++	flav
13 Saignelégier 2	1000	+	.	0	6.30	80	+	sero, flav x sero
40 Rehetobel	1010	++	+	0	5.10	50	+	demi, flav x demi, flav
14 Breil 1	800	.	-	20	8.18	45	.	lepi, sero, ? x ?
15 Breil 2	800	.	+	1	8.18	53	.	sero, lepi
16 Menzingen	800	+	.	17	8.00	92	++	flav
41 Novaggio	735	.	.	0	6.45	70	.	demi
17 Wetzikon	535	++	.	12	8.08	75	+	sero, flav x sero, flav
18 Amriswil 1	515	+++	+	?	?	45	.	sero, demi, (flav)
19 Amriswil 2	515	.	.	?	?	98	+	flav

20 Kreuzlingen 1	500	.	+	0	7.02	90	+	flav, flav x sero
21 Kreuzlingen 2	500	++	+	0	7.43	45	.	sero, flav x sero
22 Schötz	500	.	.	12	7.70	99	++	flav
24 Burgäsch	465	.	-	0	6.70	95	++	flav
25 Zürich	440	.	.	0	6.84	99	++	flav
26 Regensdorf	440	.	.	0	7.01	99	+	flav
28 Nussbaumen	435	.	.	0	6.80	97	+	flav
29 Erlach 1	430	++	+	50	7.76	38	.	sero
30 Erlach 2	430	+++	+	50	8.05	38	.	sero
31 Filzbach 1	420	++	+	28	8.16	70	+	lepi, flav
32 Filzbach 2	420	.	.	1	7.35	99	++	flav
33 Kaltbrunn	410	.	.	0	5.86	95	+	flav
34 Benken 1	405	+++	+	20	7.55	48	+	sero, flav x sero, flav
35 Benken 2	405	+	.	27	7.75	88	+	sero, flav x sero, flav
36 Caslano	285	.	.	0	7.30	33	+	sero
37 Rammingen (D)	455	.	.	50	8.06	70	.	lepi, sero, flav ? (flav ? x sero)

Anmerkungen siehe nächste Seite

Anmerkungen zu Tabelle 4.1.1.:

- ¹ Tritteinfluss: nicht feststellbar .
gering +
mittelmässig ++
stark +++
- ² Bodenverdichtung: Erde aufgelockert -
normal .
verdichtet +
- ³ Kalkgehalt in Gewichts-%, bestimmt nach Passon (Methode aus Eller und Mitarbeiter (1974) übernommen)
- ⁴ Getrocknete Erde wurde im Mörser zerkleinert und gesiebt, je 1 g in 5 ml destilliertem Wasser während 1 h aufgeschlemmt und der ph-Wert gemessen (Metrohm pH-Meter E 603).
- ⁵ Von Pflanzen bedeckte Fläche in % der Gesamtfläche, Schätzwert
- ⁶ kein Moos vorhanden .
Moos vorhanden +
viel Moos vorhanden ++
- ⁷ Am Standort vorkommende Vertreter von C. flava s.l., Rückkreuzungen nicht von Arten unterschieden, Bastarde mit Arten ausserhalb der C. flava s.l.-Gruppe (C. hostiana DC., C. punctata Gaudin, C. distans) nicht aufgeführt. Die jeweils gesperrt geschriebene Art wird im ganzen Ueberkapitel 4. als die charakteristische für den entsprechenden Standort genommen; "Amriswil 1" wird also z.B., wo nichts anderes vermerkt, als C. demissa-Standort genommen.
- Abkürzungen: flav = C. flava
fla = C. "flavella"
lepi = C. lepidocarpa
demi = C. demissa
sero = C. serotina
-

Lk = Kilometerkoordinaten der Landeskarten der Schweiz

m = m über Meer

Naturschutzgebiet: Standort, der durch diese Eigenschaft auffällt

Bodentextur: Kies = Korngrössen 63-2 mm
Grobsand = " 2-0.4 mm
Feinsand = " 0.4-0.063 mm
Schluff = " 0.063-0.002 mm
Ton = " <0.002 mm

Standort 1: Melchsee-Frutt, Gemeinde Kerns (Kt. Obwalden),
Lk 664 525/180 250/1910 m.

Leichte Kuppen und Mulden. Boden feucht bis nass, vorwiegend organisch. Viehweide. Sehr kleinwüchsige C. "flavella", wird jedoch an Gräbchen in der Nähe grösser (wie der ganze Pflanzenbewuchs dort). In den Mulden bleibt der Schnee sehr lange liegen (am 15. 7. 1978 z.B. noch Schnee), hier wächst C. "flavella". Sechsmal besucht. Abbildung 4.1.1.a.

Standort 2: ("Peist 1"). Prätschsee ob Arosa, Gemeinde Peist (Kt. Graubünden),
Lk 771 375/185 775/1920 m.

Leicht geneigter unebener Hang. Boden nass, vorwiegend organisch. Viehweide. Verschiedene Amphibienarten. C. "flavella". Fünfmal besucht.

Standort 3: ("Peist 2"). Prätschsee ob Arosa, Gemeinde Peist (Kt. Graubünden),
Lk 771 400/185 800/1910 m.

Leicht geneigter unebener Hang. Boden nass, vorwiegend organisch. Viehweide. Neben C. "flavella" kommt C. lepidocarpa vor, aber nur an kleinsten Stellen, wo Konkurrenz fehlt und der Boden weich und schlammig ist. Ufer scheint stellenweise langsam in den See abzurutschen. Keine Bastarde! Fünfmal besucht. Abbildung 4.1.1.b.

Standort 4: ("Lauterbrunnen 1"). Leiterhorn ob Wengen, Gemeinde Lauterbrunnen (Kt. Bern),
Lk 636 800/162 875/1500 m.

Stark geneigtes unebenes Bord. Boden nass, vorherrschende Kornfraktion Schluff. Lichte Stelle am Weg. C. flava z.T. untypisch, d.h. Rückkreuzungen, die C. lepidocarpa ähnlich sind. Dreimal besucht.

Standort 5: ("Lauterbrunnen 2"). Leiterhorn ob Wengen, Gemeinde Lauterbrunnen (Kt. Bern),
Lk 636 610/163 200/1525 m.

Leicht geneigtes Gräbchen. Boden feucht bis nass, vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Schluff, Stelle bleibt länger schneebedeckt als voriger Standort und weist typische C. "flavella" auf. F1-Bastarde mit C. distans (C. hostiana ?) und, vor allem in der anschliessenden Wiese, Rückkreuzungen der Bastarde mit C. distans (morphologische Uebergänge fließend, keine reinen Eltern, weitgehend leere Fruchtschläuche). Dreimal besucht.

Standort 6: Gräppelensee, Gemeinde Alt-St. -Johann (Kt. St. Gallen),
Lk 739 950/230 500/1310 m.

Leicht geneigte Fläche. Boden feucht bis nass, vorwiegend organisch. Viehweide. C. "flavella", wie am "Standort 1" in Gräben grösser. Im Mai 1978 noch eine über 0.5 m dicke Schneedecke. Sechsmal besucht.

Standort 7: ("Rüte 1"). Fähnern, Bezirk Rüte (Kt. Appenzell Innerrhoden),
Lk 753 485/243 160/1160 m.

Leicht geneigter Fussweg-Graben. Boden feucht, vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Schluff. Mähwiese. Nur wenig C. demissa und sehr wenig C. flava. Sechsmal besucht. Abbildung 4.1.1.d.

Standort 8: ("Rüte 2"). Fährnern, Bezirk Rüte (Kt. Appenzell Innerrhoden),
Lk 753 550/243 225/1110 m.
Leicht geneigter unebener Hang. Boden feucht bis nass, vorherrschende
Kornfraktion Schluff. Weide (Kühe meiden die Stelle wegen Nässe). C. flava.
Sechsmal besucht.

Standort 9: Fontanivas, Gemeinde Disentis (Kt. Graubünden),
Lk 708 480/172 940/1040 m.
Beidseitiges Ufer eines Bächleins. Boden feucht, vorwiegend anorganisch,
angeschwemmter Feinsand. C. flava und Rückkreuzungen mit C. flava- und
C. lepidocarpa- und/oder C. punctata-Einfluss, diese zwei spärlich vorhanden,
C. serotina räumlich leicht abgetrennt. Viermal besucht.

Standort 10: ("Mels 1"). Chapfensee, Gemeinde Mels (Kt. St. Gallen),
Lk 747 200/212 625/1030 m.
Naturschutzgebiet. Leicht geneigtes Seeufer. Boden feucht, lehmig. Stelle
eng vom Wald umgeben. Neben C. demissa C. flava x C. demissa und
weitgehend sterile Rückkreuzungen von C. flava und C. demissa mit dem
Bastard, morphologische Uebergänge fliessend. Beim Absenken des See-
spiegels hatten sich 1978 einige Erdziegel mit C. demissa gelöst. Viermal
besucht.

Standort 11: ("Mels 2"). Chapfensee, Gemeinde Mels (Kt. St. Gallen),
Lk 747 920/212 360/1040 m.
Naturschutzgebiet. Ziemlich flache Stelle am Waldrand. Boden nass, vor-
wiegend organisch. C. demissa und grosse Bastardstöcke C. flava x C. de-
missa, C. flava selten. Viermal besucht.

Standort 12: ("Saignelégier 1"). Etang de Gruère, Gemeinde Saignelégier
(Kt. Jura),
Lk 570 725/232 100/1000 m.
Naturschutzgebiet. Stelle zwischen Weidenbüschen und Wald. Boden feucht
bis nass, vorwiegend organisch. 1978 Schnee bis im Mai. C. flava. Fünf-
mal besucht.

Standort 13: ("Saignelégier 2"). Etang de Gruère, Gemeinde Saignelégier
(Kt. Jura),
Lk 570 125/232 100/1000 m.
Naturschutzgebiet. Eingebrochene Mulde nahe dem Ufer. Boden feucht, vor-
wiegend organisch. Untypische C. serotina und einige F1-Bastarde mit C. flava;
diese in der Umgebung. Fünfmal besucht. Abbildung 4.1.1.c.

Standort 40: Gupfloch, Gemeinde Rehetobel (Kt. Appenzell Ausserrhoden),
Lk 755 400/255 800/1010 m.
Leicht geneigter Waldweg. Boden trocken bis feucht, vorwiegend anorga-
nisch, vorherrschende Kornfraktion Feinsand. Viele C. demissa, einige
C. flava x C. demissa und sehr vereinzelt C. flava mit viel leeren Schläu-
chen. Dreimal besucht. Abbildung 4.1.1.f.,g.

Standort 14: ("Breil 1"). Rheinalluvionen bei Danis, Gemeinde Breil (Kt.
Graubünden),
Lk 723 060/179 235/800 m.

Flache ebene Unterlage. Boden meist überschwemmt (sehr konstanter Wasserstand, ca. 30 cm, während der ganzen Vegetationsperiode), vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Feinsand. Reine und rückgekreuzte C. lepidocarpa mit untypischem Aussehen und geringer Fertilität, spärlich auch noch F1-Bastarde unbekannter Herkunft und C. serotina, letztere hochwüchsig. In der Umgebung reine C. flava vorhanden, aber selten. Sechsmal besucht. Abbildungen 4.1.1.h., i.

Standort 15: ("Breil 2"). Rheinalluvionen bei Danis, Gemeinde Breil (Kt. Graubünden),
Lk 723 060/179 235/800 m.

Leicht erhöhte Stelle zwischen Grau-Erlen-Büschen ("Halbinsel" zu vorigem Standort). Boden trocken, vorwiegend anorganisch, Kies und Grobsand. Viel C. serotina und (vor allem am Rande) viel C. lepidocarpa und Rückkreuzungen, jedoch keine F1-Bastarde. Sechsmal besucht. Abbildung 4.1.1.l.

Standort 16: Gottschalkenberg, Gemeinde Menzingen (Kt. Zug),
Lk 690 850/224 200/800 m.

Graben am Rande eines Waldsträsschens. Boden feucht, vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Grobsand. Im Sommer 1977 gemäht. Kleinwüchsige C. flava. Fünfmal besucht.

Standort 41: Paz, Gemeinde Novaggio (Kt. Tessin),
Lk 708 760/097 640/735 m

Graben am Strässchenrand. Boden trocken, vorwiegend anorganisch, Steine und Feinsand. Sehr üppige C. demissa. Zweimal besucht.

Standort 17: Robenhuserriet, Gemeinde Wetzikon (Kt. Zürich),
Lk 701 450/244 090/535 m.

Naturschutzgebiet. Wegrand. Boden feucht, vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Grobsand. C. serotina, dahinter C. flava x C. serotina und wenig C. flava. Standortsgradient Wegrand - Moorwiese. Viermal besucht. Abbildung 4.1.1.m.

Standort 18: ("Amriswil 1"). Hudelmoos, Gemeinde Amriswil (Kt. Thurgau),
Lk 739 215/265 325/515 m.

Naturschutzgebiet. Weglein. Boden trocken, vorwiegend organisch. Mahd. Stelle von Bäumen umgeben. C. serotina und C. demissa, diese nur schwer von den wenigen C. flava-Individuen zu unterscheiden (Tritt), keine Bastarde gefunden. Sechsmal besucht.

Standort 19: ("Amriswil 2"). Hudelmoos, Gemeinde Amriswil (Kt. Thurgau),
Lk 739 215/265 325/515 m.

Naturschutzgebiet. An das Weglein (voriger Standort) anschliessende Wiese. Boden trocken bis feucht, vorwiegend organisch. Mahd. Stelle von Bäumen umgeben. C. flava. Sechsmal besucht.

Standort 20/21: ("Kreuzlingen 1", "2"). Neuweiher, Gemeinde Kreuzlingen (Kt. Thurgau),
Lk 730 500/277 000/500 m.

Naturschutzgebiet. Uneben oder Mulden. Boden feucht bis nass, vorwiegend

anorganisch, lehmig. 1972, 74, 79 einige Stellen gemäht. C. flava ("Kreuzlingen 1"), C. serotina ("Kreuzlingen 2") und seltener C. flava x C. serotina. Genaue Angaben im Kapitel 4.3. An diesem Standort wurden alle prädeutischen Erkenntnisse über die Biologie von C. flava s.l. gewonnen. 1975 und 76 in Abständen von einigen Wochen, 1977-79 in Abständen von mehreren Monaten regelmässig besucht.

Standort 22: Wauwilermoos, Gemeinde Schötz (Kt. Luzern),
Lk 644 210/224 625/500 m.

Naturschutzgebiet. Boden trocken bis feucht, vorherrschende Kornfraktion Schluff. Mahd. C. flava. Fünfmal besucht.

Standort 24: Chlepfimoos, Gemeinde Burgäschli (Kt. Solothurn),
Lk 617 710/224 515/465 m.

Naturschutzgebiet. Unebene Moorwiese von Strauchgürtel begrenzt. Boden nass, vorwiegend organisch. Mahd. C. flava. Viermal besucht.

Standort 25: Katzenssee, Gemeinde Zürich (Kt. Zürich),
Lk 680 590/254 075/440 m.

Boden feucht, vorwiegend organisch. Mahd. C. flava, C. hostiana und der Bastard C. x xanthocarpa Degl. sind alle häufig, aber nicht an den gleichen Stellen. Sechsmal besucht.

Standort 26: Katzenssee, Gemeinde Regensdorf (Kt. Zürich),
Lk 679 680/254 450/440 m.

Naturschutzgebiet. Entbuschungslöcher in Riedwiese. Boden nass, vorwiegend organisch. Mahd. Untypische (C. lepidocarpa ähnliche) C. flava, weniger C. x xanthocarpa, einige sterile rückgekreuzte grosse Stöcke (C. flava x C. x xanthocarpa) mit charakteristischem Aussehen und C. hostiana. Sechsmal besucht.

Standort 28: Gemeinde Nussbaumen (Kt. Thurgau),
Lk 704 260/274 770/435 m.

Unebene Wiese. Boden feucht, vorwiegend organisch. Mahd. C. flava sehr spärlich. Fünfmal besucht.

Standort 29: ("Erlach 1"). Heidenweg, Gemeinde Erlach (Kt. Bern),
Lk 574 900/211 000/430 m.

Naturschutzgebiet. Selten begangenes Weglein. Boden trocken bis überschwemmt, vorwiegend anorganisch, Schluff (Seekreide). Mahd. C. serotina und viel C. hostiana, C. hostiana x C. serotina nur 1 Stock! Sechsmal besucht.

Standort 30: ("Erlach 2"). Heidenweg, Gemeinde Erlach (Kt. Bern),
Lk 575 300/211 250/430 m.

Naturschutzgebiet. Reitweg. Boden trocken bis überschwemmt, vorwiegend anorganisch, Schluff (Seekreide). Mahd. Viel C. serotina und viel C. hostiana, aber keine Bastarde! Sechsmal besucht.

Standort 31: ("Filzbach 1"). Linthdelta, Gemeinde Filzbach (Kt. Glarus),
Lk 727 350/220 290/420 m.

Rand eines sandigen Platzes vor Gehölz. Boden trocken, vorwiegend anor-

ganisch, vorherrschende Kornfraktion Feinsand. Z.T. untypische C. lepidocarpa, möglicherweise einige davon alte Rückkreuzungen, C. flava spärlich und keine F1-Bastarde. Viermal besucht.

Standort 32: ("Filzbach 2"). Gäsi, Gemeinde Filzbach (Kt. Glarus),
Lk 726 125/220 290/420 m.

Graben neben Waldweg. Boden feucht, lehmig. 1977 gemäht. C. flava. Fünfmal besucht.

Standort 33: Kaltbrunner Riet, Gemeinde Kaltbrunn (Kt. St. Gallen),
Lk 717 300/230 450/410 m.

Naturschutzgebiet. Bett eines breiten Grabens. Boden feucht, vorwiegend anorganisch, lehmig. Mahd. Pflanzenwuchs im Hochsommer üppig, dann C. flava schwer zu finden. Anscheinend nur kryptische Rückkreuzungen mit C. flava x C. serotina vorhanden (morphologisch identisch mit guten C. flava, vgl. Kap. 5.2.), keine C. serotina und F1-Bastarde mehr (Begehungsverbot). In der näheren Umgebung gute C. flava. Sechsmal besucht.

Standort 34: ("Benken 1"). Mösli, Gemeinde Benken (Kt. St. Gallen),
Lk 718 500/226 565/405 m.

Weglein in Altlauf der Linth. Boden trocken bis überschwemmt, Schluff und Kies. In einigem Abstand Strauchgürtel. C. serotina, am Wegrand regelmässig C. flava x C. serotina und spärlich C. flava. Fünfmal besucht.

Standort 35: ("Benken 2"). Mösli, Gemeinde Benken (Kt. St. Gallen),
Lk 718 500/226 565/405 m.

Kleine unebene Stelle neben Weglein (voriger Standort). Boden feucht bis überschwemmt, lehmig. Strauchgürtel. Viel C. flava x C. serotina und C. serotina, C. flava und Rückkreuzungen mit dem Bastard, morphologische Uebergänge fließend. Fünfmal besucht.

Standort 36: Luganersee, Gemeinde Caslano (Kt. Tessin),
Lk 712 300/091 010/270 m.

Leicht geneigtes unebenes Seeufer. Anstehender Fels und Steine, eigentliches Substrat Moose, trocken bis feucht (Wellenschlag). Stelle eng von trockenheitsliebendem Wald umgeben. C. serotina untypisch, spärlich C. punctata und C. punctata x C. serotina. Viermal besucht. Abbildungen 4.1.1.h., o.

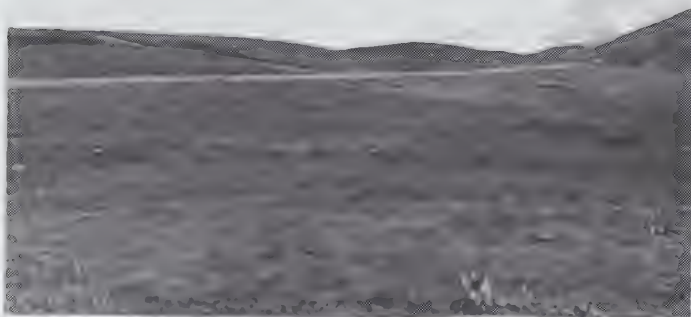
Standort 37: Moos, Gemeinde Rammingen bei Ulm (Deutschland),
Lk 10° 13' ö.L./48° 30'/455 m.

Breite flache Löcher. Boden überschwemmt, vorwiegend anorganisch, vorherrschende Kornfraktion Feinsand. Introgressionsschwärme von C. lepidocarpa mit untypischem Aussehen und geringer Fertilität, wenig C. lepidocarpa und untypische (C. demissa ähnliche) C. serotina, C. flava ? und C. flava ? x C. serotina sehr spärlich. Einmal besucht. Abbildung 4.1.1.k.

Legenden zu Abbildung 4.1.1.:

- a. Standort "Kerns". In den Mulden zwischen Vordergrund und Weg wächst C. "flavella".
- b. Standort "Peist 2". Am ganzen Seeufer kommt C. "flavella" vor, dazwischen auf freien Stellen (z.B. im Vordergrund) C. lepidocarpa.
- c. Standort "Saignelégier 2". Ufer mit eingebrochenen Mulden. Die vordere C. serotina-Standort.
- d. Standort "Rüte 1". C. demissa wächst auf dem Weg entlang des Zauns.
- e. Standort "Miglieglia". Im Graben am linken Wegrand C. demissa und C. punctata.
- f. Standort "Rehetobel". Waldweg als C. demissa-Standort.
- g. Standort "Rehetobel". Ausschnitt aus einer C. demissa-Mikrofazies.
- h. Standort "Breil 1". Spärlich bewachsener Boden ausnahmsweise trocken-gefallen (Sommer 1979). Tamarisken (Myricaria germanica (L.) Desv.) und C. flava s.l.
- i. Standort "Breil 1". Im Normalfall ist der Boden in "Breil 1" überschwemmt (Aufnahme Sommer 1977). Im Vordergrund einige untypische C. lepidocarpa-Stöcke.
- k. Standort "Rammingen". Der Standort (Vordergrund) hat eine auffallende Ähnlichkeit zu "Breil 1" (auch bezüglich der vorkommenden Vertreter von C. flava s.l.).
- l. Standort "Breil 2". Vor der Gebüschgruppe wachsen C. serotina und C. lepidocarpa.
- m. Standort "Wetzikon". Wegrand mit C. serotina.
- n. Standort "Caslano". Uebersicht.
- o. Standort "Caslano". Die moosbewachsenen Felsritzen beherbergen unter anderem C. serotina (Ausschnitt aus Abb. 4.1.1.n.).

Abbildung 4.1.1.: Standorte von C. flava s.l.



a.



b.



c.

Abbildung 4.1.1.: Fortsetzung



d.



e.



f.



g.

Abbildung 4.1.1.: Fortsetzung



h.



i.



h.

Abbildung 4.1.1.: Fortsetzung



l.



m.



n.



o.

Für die Variabilitätsuntersuchungen (Ueberkap. 5.) habe ich noch Material von weiteren Standorten verwendet. Ich erwähne sie mit ein paar andern zusätzlich besuchten Standorten. Alle diese wurden nicht so genau untersucht wie die in Tabelle 4.1.1. aufgeführten. (Keine Angaben über Boden, Bewirtschaftung und Naturschutz.)

Standort 51: ("Lauterbrunnen 3"). Leiterhorn ob Wengen, Gemeinde Lauterbrunnen (Kt. Bern),
Lk 636 425/163 200/1500 m.

Geeignetes Fussweglein mit untypischen und z.T. reduziert fertilen C. "flavella".

Standort 50: Schwägalp, Gemeinde Krummenau (Kt. St. Gallen),
Lk 740 325/235 150/1220 m.

Leicht geneigte Wiese mit C. "flavella".

Standort 56: Chlausenchappeli, Gemeinde Oberägeri (Kt. Zug),
Lk 692 425/223 000/1085 m.

Wiese mit wenig C. "flavella".

Standort 54: Wissenbach, Gemeinde Oberägeri (Kt. Zug),
Lk 694 700/223 550/890 m.

Leicht geneigte Wiese mit C. "flavella".

Standort 62: ("Breil 3"). Rheinalluvionen bei Danis, Gemeinde Breil (Kt. Graubünden),
Lk 723 130/179 250/800 m.

Flacher, steiniger Boden mit Gebüsch. C. serotina und C. lepidocarpa reichlich, wenige, grosse, sterile C. lepidocarpa x C. serotina-Stöcke.

Standort 57: Frècc, Gemeinde Miglieglia (Kt. Tessin),
Lk 709 250/098 250/800 m.

Bord am Wegrand (leicht schattig) mit grossen C. demissa und viel C. punctata. Abbildung 4.1.1.e.

Standort 58: Matinis, Gemeinde Wartau (Kt. St. Gallen),
Lk 754 775/219 650/660 m.

Schattige Wiese. C. flava mit z.T. lang gestielten männlichen Aehrchen.

Standort 55: Hudelmoos, Gemeinde Zielschlacht (Kt. Thurgau),
Lk 739 150/265 190/515 m.

Mit Birken und andern Bäumen durchsetzte Wiese. C. serotina, C. flava x C. serotina und wenig C. flava.

Standort 52: Hagimoos, Gemeinde Kottwil (Kt. Luzern),
Lk 646 700/224 425/505 m.

Wiese mit wenig C. flava.

Standort 59: ("Schötz 2"). Wauwilermoos, Gemeinde Schötz (Kt. Luzern),
Lk 644 125/224 800/500 m.

Stelle mit viel Galium mollugo L. C. flava sehr spärlich.

Standort 53: Ganna, Gemeinde Valganna nördlich Varese (Italien),
Lk 707 300/084 200/460 m.

Verlandendes Weiherufer. Zwischen Gross-Seggen viel C. flava, oft mit
leeren Schläuchen.

Standort 60: ("Regensdorf 2"). Katzenssee, Gemeinde Regensdorf (Kt. Zürich),
Lk 679 525/254 525/440 m.

Stelle, an der früher C. serotina wuchs. Heute noch einzelne untypische
C. flava-Stöcke (möglicherweise Rückkreuzungen).

Standort 38: Dreier, Gemeinde Altstätten (Kt. St. Gallen),
Lk 761 000/246 250/415 m.

Schattiges Weglein mit C. demissa, C. flava und C. flava x C. demissa.

Standort 61: Loderio, Gemeinde Biasca (Kt. Tessin),
Lk 718 000/137 700/350 m.

Sandiges Flussufer mit wenigen C. lepidocarpa-Stöcken.

Einige Orte, an denen ich C. flava s.l. vergeblich suchte, wo sie aber
früher gemäss Herbarbelegen auch vorkam, seien hier noch aufgeführt:

Gigerwald, Gemeinde Pfäfers (Kt. St. Gallen), Lk 749 4/197 8/1200-1300 m,
besucht 16. 8. 1977. (Herbarbeleg C. lepidocarpa).

Gemeinde Disentis (Kt. Graubünden), Lk 708 9/174 1/1140-1160 m, 709 250/
174 025 1115 m, 709 800/174 125/1000 m, 709 606/173 925/1010 m, 709 3/
173 6/1025-1050 m, besucht 24. 8. 1977. (Herbarbelege C. flava, C. sero-
tina, C. demissa).

Stösselbachtobel, Gemeinde Herisau (Kt. Appenzell Ausserrhoden), Lk 742 2/
250 3/ 740 m, besucht 30. 7. 1977. Zwei Stellen wiesen noch die übliche
Begleitflora von C. flava auf. (Herbarbeleg C. flava).

Chüetel, Gemeinde Siblingen (Kt. Schaffhausen), Lk 679 6/286 6/545 m, be-
sucht 8. 6. 1977. Der Standort scheint heute ungeeignet für C. flava s.l.
(Herbarbeleg C. flava).

Bommer Weiher, Gemeinde Alterwilen und Neuwilen-Ellighausen (Kt. Thur-
gau), Lk 729 275 5/530 m, besucht 6. 7. 1977. Der Standort wäre geeignet
für C. flava s.l. (Kein Herbarbeleg).

Moossee, Gemeinden Moosseedorf und Urtenen (Kt. Bern), Lk 603/208/
520 m, besucht 23. 6. 1977. Dem Seeufer entlang vor allem Röhricht. Eini-
ge zeitweise überschwemmte Ackerränder beherbergen Juncus-Arten. (Her-
barbeleg C. lepidocarpa).

Egelsee, Gemeinde Thayngen (Kt. Schaffhausen), Lk 694 3/289 8/435 m, besucht 8. 6. 1977. Der Standort ist total verbuscht. (Herbarbeleg C. serotina).

Gemeinde Wilchingen (Kt. Schaffhausen), Lk 677 4/280 8/425 m, 677 650/280 050/430 m, 677 5/278 9/400 m, besucht 8. 6. 1977. (Herbarbeleg C. flava).

Gemeinde Schänis (Kt. St. Gallen), Lk 720 575/224 300/415 m, besucht 3. 6. 1977. Gegen die Mitte des Seeleins wurde ein Weg aufgeschüttet. Standort wäre geeignet für C. serotina. (Herbarbeleg C. serotina).

Entenseeli, Gemeinde Uznach (Kt. St. Gallen), Lk 717 060/230 650/405 m, besucht 3. 6. 1977. Im Weggeleise kam C. serotina (ev. C. pulchella) vor. Jetzt ist die Stelle mit Kies überschüttet. (Angabe von Dr. Seilter, Sargans: C. pulchella).

Gemeinde Hurden (Kt. Schwyz), Lk 703 5/230 3/405 m, besucht 17. 6. 1977. Der Standort wäre geeignet für C. flava s.l. (Herbarbelege C. flava, C. serotina).

Strandbad, Gemeinde Triboltingen (Kt. Thurgau), Lk 725 6/280 7/400 m, besucht Juni 1977. (Herbarbeleg C. lepidocarpa).

Aegelsee, Gemeinde Niederwil (Kt. Thurgau), Lk 707 1/268 5/400 m, besucht 15. 6. 1977. Heute ist der Weiher von Gebüsch umsäumt. (Kein Herbarbeleg).

An den meisten dieser Orte ist C. flava s.l. sicher Standortsveränderungen (z.B. Verbuschung) zum Opfer gefallen, seltener wurde am falschen Ort gesucht. Wenn man noch dazunimmt, dass für viele Standorte, an denen C. flava allein vorkommt, früher noch andere Unterarten nachgewiesen wurden, so kann man daraus schliessen, dass vor allem die andern Arten der Gruppe leicht verschwinden. Wie in andern Kapiteln dargelegt wird, sind sie mässige oder starke r-Strategen und als solche oft nicht über längere Zeit am gleichen Standort anzutreffen.

4.2. OEKOLOGISCHE BEDINGUNGEN DER ARTEN

Ueber die ökologischen Bedürfnisse der Gruppe C. flava s.l. wurde schon einiges geschrieben (Senay (1950-51), Ludwig (1955), Davies (1956 b), Patzke & Podlech (1960), ferner in Florenwerken wie z.B. Hess, Landolt & Hirzel (1967), Schultze-Motel (1977)). Da in allen bisherigen Fällen die Beschreibung recht subjektiv erfolgte, im besten Falle und als einziges der pH-Wert des Bodens gemessen wurde, ist der Grossteil der Angaben wenig verbindlich. Dazu kommt, dass die Arten an verschiedenen Orten in sehr unterschiedlicher Häufigkeit vorkommen, was dann z.B. dazu führte, dass die Aussagen über C. flava bei Davies (1956 b) nur gerade auf zwei Fundorten beruhen.

Um solche Fehlinterpretationen zu vermeiden, versuchte ich möglichst viele Daten über die Standorte zu gewinnen. Durch die anschliessende Auswertung mit multivariaten Methoden konnte ich der unterschiedlichen Häufigkeit der einzelnen Arten Rechnung tragen und den Einfluss mehrerer Standortmerkmale gemeinsam untersuchen und auch darstellen.

Im Gegensatz zur üblichen Reihenfolge gehe ich in diesem Kapitel zuerst auf die biotischen Einflüsse an C. flava s.l.-Standorten ein und diskutiere die abiotischen zusammen mit weiteren biotischen nachher. Dabei geht es im ersten Unterkapitel nur um die Gruppierung der Standorte nach floristischen Gesichtspunkten. Im zweiten Unterkapitel werden neben einer Gruppierung der Standorte auch Zusammenhänge zwischen Standortsfaktoren und Vorkommen der C. flava s.l.-Arten erarbeitet.

4.2.1. Floristische Zusammensetzung der Standorte

Material und Methoden

Alle Standorte in der Schweiz besuchte ich in zwei aufeinanderfolgenden Jahren (1977, 78) und zu verschiedenen Jahreszeiten mehrmals. Für sämtliche Gefässpflanzen notierte ich jeweils die Bedeckungsgrade nach Braun-Blanquet (siehe z.B. Knapp (1971)). Phanerophyten berücksichtigte ich nicht, da sie an keinem Standort zur gleichen Phytocoenose wie C. flava s.l. ge-

Tabelle 4.2.1.: Häufigkeits- und Stetigkeitstabelle für *C. flava* s. l. -Standorte in der Schweiz (ohne Kreuzlingen)

(zusammengestellt aus den Artenlisten mit einem kleinen PL/1-Programm (Schmid (1979)) und dem NEWSORT-Programm des Rechenzentrums der Universität Zürich)

Erklärungen: Artnamen nach Rothmaler (1970); C. flava s. l. -Rückkreuzungen nicht von reinen Arten unterschieden.

[illegible]

[illegible]

zählt werden können. (Ihre beschattende Wirkung behandle ich als abiotischen Einfluss.)

Gruppierung der Standorte

Die wichtigsten floristischen Daten gibt Tabelle 4.2.1. wieder. Fast die Hälfte aller beobachteten Begleiter kamen nur an einem Standort vor und sind aus Platzgründen in der Tabelle nicht mehr aufgeführt.

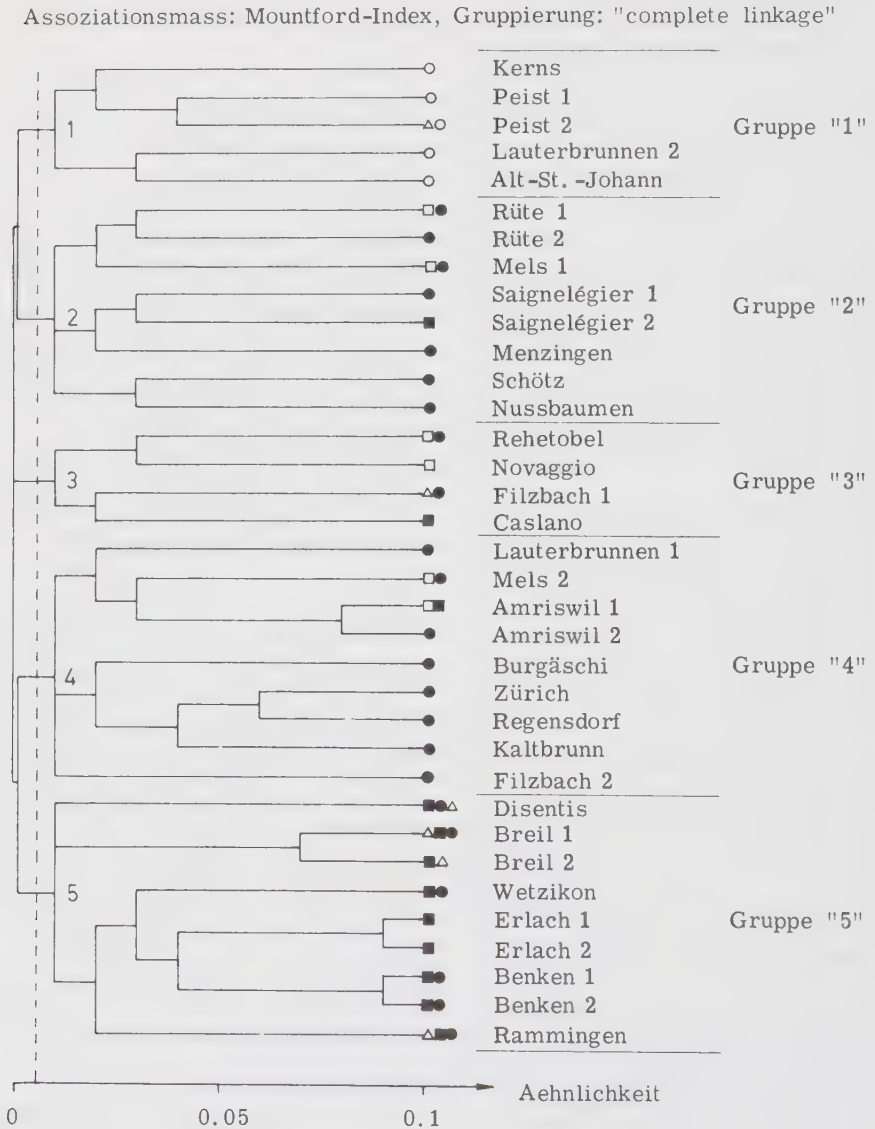
Die Auswertung der Tabelle durch Vergleich, wie sie bei Pflanzensoziologen alter Schule gebräuchlich ist (Ellenberg (1956)) war aus zwei Gründen nicht sinnvoll: Erstens wurden die Aufnahmeflächen nicht zufällig ausgewählt, sondern nach dem Vorkommen von C. flava s.l. Zweitens hatten die Flächen verschiedene Grössen. Ich verwendete den Assoziationskoeffizienten von Mountford (Sneath & Sokal (1973)), welcher Stichprobenflächen unterschiedlicher Grössen zulässt, als Ähnlichkeitsmass zwischen je zwei Standorten und gruppierte danach die Standorte (Clusteranalyse). Der Mountford-Index berücksichtigt nur Vorhandensein bzw. Fehlen der Arten an den entsprechenden Standorten.

Obwohl sich mit der Zeit auch bei Pflanzensoziologen (z.B. Dzwonko (1977)) die Ansicht durchsetzen dürfte, dass es sinnvoller ist, nur auf das Vorhandensein oder Fehlen einer Art an jedem Standort Rücksicht zu nehmen - in der Sprache des numerischen Taxonomen: Formmerkmale vor Grössenmerkmalen den Vorzug zu geben -, versuchte ich die Standorte auch unter Berücksichtigung der Deckungsgrade der Arten zu gruppieren. Solche Dendrogramme, mit konservativem "bloc-clustering" berechnet (Hartigan (1972), BMDP-Programm 3M), zeigten zwar das Wichtigste ebenfalls, die Clusteranalysen mit dem Mountford-Index sind aber besser zu interpretieren.

Alle Dendrogramme, die mit dem Mountford-Index entstanden sind, liefern ähnliche Ergebnisse. Je nach Amalgamationsregel werden verschiedene Detailzusammenhänge besonders betont. Aus Platzgründen beschränke ich mich auf die Diskussion der Ergebnisse aus der "complete-linkage"-Clusteranalyse (Abb. 4.2.1.):

Wenn man den Baum, wie in Abbildung 4.2.1. eingezeichnet, aufschneidet, so erhält man fünf Gruppen. Gruppe "1" enthält alle Standorte, an denen

Abbildung 4.2.1.: Gruppierung der C. flava s.l. -Standorte mit floristischen Daten



Erklärungen:

● C. flava, ○ C. "flavella", △ C. lepidocarpa, □ C. demissa, ■ C. serotina
Rückkreuzungen nicht von Arten unterschieden, F1-Bastarde weggelassen

¹ Berechnet mit einem PL/1-Programm und dem BMDP-Programm 1M (Schmid (1979))

C. "flavella" vorkommt. Die Standorte der Gruppe "5" weisen immer C. serotina auf. In den andern drei Gruppen bilden die Standorte mit C. demissa Untergruppen. Allgemein fällt auf, dass die C. serotina-Standorte floristisch am einheitlichsten sind. Das bestätigte sich auch in den "bloc-clustering"-Dendrogrammen, in welchen zusätzlich die C. "flavella"-Standorte stärker getrennt wurden.

C. serotina reagiert stark auf biotische Standortsfaktoren, während C. "flavella" und C. demissa mehr von abiotischen Standortsfaktoren abhängig sind. Diese Feststellung ist im Grunde genommen nur eine Neuformulierung des Satzes "C. serotina ist die konkurrenzschwächste Art der Gruppe."

4.2.2. Oekologische Spektren der Arten

Material und Methoden

Zur weiteren Charakterisierung der Standorte codierte ich folgende Variablen (vgl. dazu Kap. 4.1.):

Geographische Länge	} Koordinaten
Geographische Breite	
Höhe über Meer	
Neigung	3-stufig, geschätzt
Mikrotopographie	3-stufig, geschätzt
Tritt	4-stufig, geschätzt
Verdichtung	3-stufig, geschätzt
Humusgehalt	3-stufig, geschätzt an Bodenproben
Kalkgehalt	gemessen an Bodenproben
pH-Wert	gemessen an Bodenproben
Nässe	4-stufig, geschätzt
Vegetationsdichte	Prozent Deckung, geschätzt
Bewirtschaftung	3-stufig (nicht genutzt, Weide, Mahd)
Moos	3-stufig, geschätzt

Ich ergänzte noch mit sechs Standortsmerkmalen, die sich aus den floristischen Daten gewinnen liessen. Für jeden Standort berechnete ich die durchschnittlichen ökologischen Zeigerwerte nach Ellenberg (1974), einmal

ungewichtet und einmal gewichtet mit den Bedeckungsgraden. Es ergab sich zweimal praktisch das gleiche Bild. In Tabelle 4.2.2. sind die ungewichteten Mittel der Zeigerwerte an den einzelnen Standorten aufgeführt.

Gruppierung der Standorte

Die ökologische Gruppierung der Standorte nahm ich ebenso wie die floristische mit Clusteranalysen vor. Der Unterschied dabei ist, dass jetzt Standortsmerkmale anstelle der Pflanzenarten die Variablen sind. Definiert man eine ökologische Nische als Ausschnitt eines Raumes, der durch die Standortsmerkmale als Koordinaten aufgespannt wird, so ist es vernünftig, den effektiven Abstand zwischen je zwei solchen Raumausschnitten zu berechnen. Auf rein empirische Art kam ich ebenfalls zum Ergebnis, dass die euklidische Distanz zwischen zwei Standorten (Punkte im Raum) die sinnvollsten Dendrogramme liefert.

Aus Abbildung 4.2.2. (S. 154) geht hervor:

1. Die reinen C. flava-Standorte sind einander ähnlich, d.h. gehören alle dem gleichen Cluster an (in der Abbildung mit "1" bezeichnet).
2. Die meisten C. serotina-Standorte ("2") sind von den übrigen Standorten ("3") stark verschieden. Untereinander sind sie aber auch nicht ähnlich! Ihre einzige Gemeinsamkeit ist die Verbindung zur Gruppe der restlichen C. serotina-Standorte ("4").

Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass C. serotina unter verschiedenen extremen Bedingungen noch gedeiht. C. flava und in schwächerem Masse die restlichen Arten brauchen ausgeglichene Standorte.

Im oben definierten Sinne wäre die ökologische Nische von C. flava in der-

Erklärungen zu Tabelle 4.2.2.:

Lichtzahl: 7 = Halblicht, 8 = Licht; Temperaturzahl: 3 = kühl, 5 = mässig-warm; Kontinentalitätszahl: 4 = subozeanisch, 6 = subkontinental; Feuchtezahl: 5 = frisch, 7 = feucht; Reaktionszahl: 5 = mässig-sauer, 7 = schwach-sauer bis schwachbasisch; Stickstoffzahl: 3 = stickstoffarm, 5 = mässig stickstoffreich

Tabelle 4.2.2.: Durchschnittliche Zeigerwerte¹ der C. flava s.l. -Standorte
Standorte nach zunehmender Feuchtigkeit geordnet (vierte Kolonne)

Standort	Licht- zahl	Tempera- turzahl	Kontinenta- litätszahl	Feuch- tezahl	Reaktions- zahl	Stick- stoffzahl
Novaggio	6.9	5.1	3.4	5.4	5.6	4.3
Filzbach 1	7.2	5.2	3.6	5.9	6.6	4.8
Filzbach 2	6.5	4.7	3.4	6.0	6.8	4.1
Rehetobel	6.0	4.3	3.5	6.2	5.1	4.2
Rüte 1	7.0	4.7	3.3	6.2	6.2	4.0
Lauterbrunnen 2	7.5	4.3	3.3	6.2	6.0	3.0
Lauterbrunnen 1	6.6	4.7	3.3	6.3	6.1	3.7
Disentis	7.3	4.5	3.4	6.4	6.9	4.1
Caslano	7.0	5.9	3.5	6.4	7.3	5.6
Mels 1	6.8	4.6	3.4	6.6	5.5	4.0
Kerns	7.4	2.7	3.3	6.6	4.2	3.6
Rüte 2	7.0	4.1	3.3	6.7	6.4	4.2
Menzingen	6.6	4.8	3.5	6.7	6.9	5.1
Nussbaumen	6.9	5.2	3.3	6.8	6.5	5.0
Mels 2	6.4	4.2	3.4	6.8	4.2	3.2
Kaltbrunn	6.8	4.9	3.9	7.1	6.8	5.0
Erlach 2	7.4	5.2	3.6	7.1	7.0	3.1
Amriswil 1	7.5	4.7	3.5	7.1	4.0	2.9
Schötz	7.0	4.9	3.5	7.2	6.6	4.6
Zürich	7.1	4.9	3.6	7.2	5.7	3.4
Breil 2	7.4	4.4	5.2	7.2	7.1	3.6
Benken 1	7.3	4.7	3.7	7.2	7.1	4.3
Peist 1	7.3	3.5	3.6	7.3	6.4	3.4
Peist 2	7.6	3.3	3.7	7.4	6.6	2.7
Amriswil 2	7.0	4.6	3.5	7.4	4.7	3.0
Erlach 1	7.5	5.4	3.7	7.5	6.4	3.8
Alt-St. -Johann	7.5	4.1	3.7	7.5	6.7	2.8
Saignelégier 1	7.0	4.6	3.4	7.5	5.8	4.3
Saignelégier 2	7.5	4.8	3.4	7.5	6.1	4.0
Rammingen	7.1	5.0	3.3	7.7	6.1	3.6
Wetzikon	7.4	4.9	3.4	7.8	5.7	3.6
Burgäsch	7.3	4.7	3.5	8.0	6.4	3.1
Benken 2	7.5	4.4	3.7	8.0	7.6	4.0
Regensdorf	7.1	4.9	3.2	8.2	6.2	3.3
Breil 1	7.5	4.6	4.8	8.3	7.4	4.6

¹ Berechnet mit einem kleinen PL/1-Programm (Schmid (1979))

Abbildung 4.2.2.: Schattierte und sortierte Matrix der euklidischen Distanzen zwischen den *C. flava* s.l.-Standorten (BMDP-Programm 2M, Standortsmerkmale als Variablen)



THE DISTANCES HAVE BEEN REPRESENTED ABOVE IN SHADED FORM ACCORDING TO THE FOLLOWING SCHEME

■	FROM	4.602	LESS THAN	4.602
◻	FROM	5.209	TO	5.209
X	FROM	5.721	TO	5.721
+	FROM	6.200	TO	6.200
-	FROM	6.679	TO	6.679
.	FROM	7.159	TO	7.159
			GREATER THAN	7.638

Erklärungen:

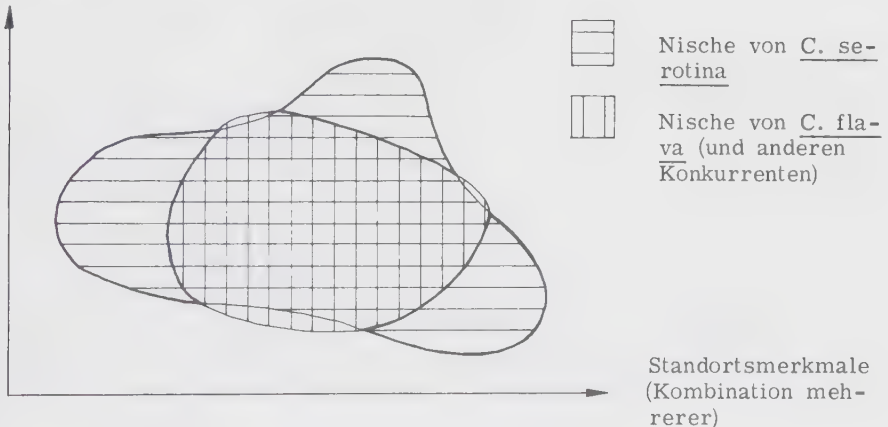
Von der symmetrischen Distanzmatrix ist nur die linke untere Hälfte (inklusive Hauptdiagonale) wiedergegeben. Die Schattierungsstufen sind darunter erklärt. Erklärungen der Zahlen im Text.

- C. flava ◻ C. "flavella" △ C. lepidocarpa ◻ C. demissa
- C. serotina

jenigen von C. serotina enthalten. Da aber in diesem "innern" Bereich meist Konkurrenz vorhanden ist, bleibt C. serotina oft nur noch der periphere Bereich ihrer Nische. Sie ist, obwohl nur an Spezialstandorten anzutreffen, eine euryöke Art. Schematisch und in der Projektion auf eine Ebene ist dieser Sachverhalt in Abbildung 4.3.3. dargestellt.

Abbildung 4.3.3.: Oekologische Nischen von C. flava und C. serotina (schematisch)

Standortsmerkmale
(Kombination mehrerer)



Ausnützbar für C. serotina nur die stark umrandeten Teilflächen

C. serotina ist eine typische Pionierpflanze: schwach im Wettbewerb, aber überlegen unter erschwerten edaphischen Bedingungen. Sie befindet sich daher immer in Begleitung ungefähr derselben anderen Pionierpflanzen, was erklärt, warum sich diese Standorte floristisch so ähnlich sind (s. Unterkap. 4.2.1.).

Unterschiede zwischen den Arten

Mit verschiedenen Varianzanalysen wurde untersucht, ob die Arten der C. flava-Gruppe signifikant verschieden auf die einzelnen Standortsmerkmale reagieren. Dabei wurde jeder Standort als charakteristisch für nur eine Art

betrachtet (in Tab. 4.1.1. jeweils gesperrt geschriebene Art). Es wurden zwei Gruppen von Analysen durchgeführt, einmal für alle fünf Arten und einmal für vier, indem C. "flavella" zu C. flava gezählt wurde. In Tabelle 4.2.3. sind die wichtigsten Resultate zusammengefasst.

Tabelle 4.2.3.: Unterschiede in den ökologischen Spektren der Arten von C. flava s.l.

Pluszeichen: signifikant auf 5 %-Niveau (BMDP-Programm 7D)

Standortsmerkmal	5 Arten	4 Arten	
Höhe über Meer	+ ¹	-	
Lichtzahl	+	+	
Temperaturzahl	+	+	
pH-Wert	+	+	
Stickstoffzahl	-	-	
Feuchtezahl	- ¹	-	
Vegetationsdichte	+	+	

¹ Hier wurde wegen ungleicher Varianzen der F-Wert von Welch benutzt (Brown & Forsythe (1974)).

Bemerkenswerterweise geht nur bei der Höhenlage die Signifikanz verloren, wenn C. "flavella" zu C. flava gezählt wird. Dies zeigt, dass es sich bei C. "flavella" ökologisch betrachtet nur um eine Gebirgsrasse von C. flava handelt.

Die Unterschiede, welche auch in der Analyse mit vier Arten nachweisbar sind, haben folgende Ursachen:

1. Die schmalblättrigen C. serotina und C. lepidocarpa sind lichtbedürftige Arten. Sie kommen nur an dünn besiedelten Standorten vor. Dort können sie auch zusammen angetroffen werden.

2. C. serotina ist die wärmeliebendste Art. Ich habe mehrere C. serotina-Funde aus Herbarien kartiert (Abb. 4.2.4.). Die Bevorzugung warmer Gebiete wird dabei eindrücklich bestätigt: Im Tessin und in der Region Genfer- und Neuenburgersee ist C. serotina die am häufigsten gesammelte Art der Gruppe. In den Alpen beschränkt sie sich dagegen auf die warmen Hauptstromtäler.

3. C. demissa wächst nie auf basischen Böden und wurde am häufigsten von allen Arten im Schatten angetroffen.

Abbildung 4.2.4.: Einige C. serotina-Funde aus der Schweiz (Herbarien Z, ZT, BERN; Stand 1977)



Für die Feuchtezahl ergab sich knapp keine Signifikanz mehr. In weiteren Analysen wird nachgewiesen, dass C. demissa als einzige Art eine Tendenz zu etwas trockeneren Böden hat (S. 162). Keinen Einfluss hat die Stickstoffzahl.

Für die drei- bis vierstufigen Standortsmerkmale machte ich keine statistische Analysen. Die Stichprobengrösse (Anzahl Standorte) war zu klein für einen χ^2 -Test. Mit weniger Objektivität lassen sich aber doch zwei Punkte andeuten:

1. Die kleinwüchsigen Arten C. serotina und C. demissa ertragen Tritteinfluss, unter welchem die andern nicht mehr gedeihen.
2. Die reinen C. flava- und C. "flavella"-Standorte weisen die regelmässigste Wasserversorgung auf, trocknen nicht aus und werden auch nicht überschwemmt.

Abhängigkeit von Standortsfaktoren

Bisher habe ich den Ausdruck "Standortsfaktor" bewusst vermieden. Unter Standortsfaktor verstehe ich eine Linearkombination mehrerer Standortsmkmale. Immer dann, wenn Variablen (Standortsmerkmale) miteinander mehr oder weniger stark korreliert sind, können Faktoren gefunden werden. Sie können in einer Hauptkomponentenanalyse so berechnet werden, dass sie nicht mehr korreliert sind, also senkrecht zueinander stehen. Die Bedeutung meiner Standortsfaktoren ist die, dass sie im Gegensatz zu den Standortsmrkmalen keine Redundanz aufweisen, und dass sie weniger abhängig von Beobachtungsfehlern sind als einzelne Standortsmkmale (eine dem Statistiker und Faktoranalytiker wohlbekannte Tatsache).

Verschiedene Standortsmkmale zeigen untereinander hohe positive oder negative Korrelationen. Aufgrund dieser Tatsache ist es möglich, in Clusteranalysen die wichtigsten in vier Gruppen zusammenzufassen. Nur geographische Länge und Breite, Kontinentalitätszahl, Bewirtschaftung und Mikrotopographie lassen sich nicht einordnen, also gerade die Variablen, für die ein Einfluss auf die Artenzusammensetzung am Standort weniger einleuchtend ist. Der Einfluss der ersten drei würde erst bei grossräumigeren Untersuchungen Bedeutung erlangen.

Die gleichen Variablengruppen wie in Clusteranalysen konnten auch als Faktoren in einer Hauptkomponenten-Faktoranalyse gewonnen werden (BMDP-Programm 4M)¹. Dies ist eine konservative Form der Faktoranalyse, welche keine erwartungstreue Schätzungen der Parameter im Faktormodell liefert (Lawley & Maxwell (1971)). Ich ziehe sie aber andern Methoden vor, weil sie mathematisch die plausibelste ist, und weil sie unabhängig von den Verteilungen der Variablen ist. Die Berechtigung der Extraktion von vier Faktoren zeigte sich auch in zwei Kontroll-Analysen (eine mit den sechs Zeigerwerten allein, eine mit den restlichen vierzehn Standortsmerkmalen allein).

Die Standortsmerkmale wurden nun durch diese Faktoren ersetzt, d.h. jeder Standort neu durch vier Faktorenwerte bestimmt. Im Vergleich mit allen Variablen werden noch 57 % der Gesamtvariabilität durch die Faktoren bestimmt. Die Zusammensetzung der Faktoren geht aus Tabelle 4.2.4. hervor. In Abbildung 4.2.5. sind die Standorte in Abhängigkeit der drei ersten Faktoren aufgetragen. Offensichtlich bestätigen sich die im letzten Unterkapitel ("Unterschiede zwischen den Arten") gemachten Beobachtungen. Es wird sogar noch deutlicher, dass die einzelnen Arten auf wichtige Standortsfaktoren unterschiedlich reagieren.

Interessanterweise erscheinen alle eigentlich als biotisch zu bezeichnenden Standortsmerkmale im ersten Faktor. Er steht allgemein für Konkurrenz. Die konkurrenzertragenden Arten C. flava und C. "flavella" gedeihen schlecht unter Tritt und auf verdichtetem Boden. Die andern Arten sind konkurrenzschwach und müssen auf ungünstigere Standorte, oft Wege, ausweichen. Ich nahm an natürlichen Standorten mehrere Verpflanzungsexperimente an Wegen vor. Unter dem Tritteinfluss gingen die C. flava-Stöcke zugrunde. C. serotina litt darunter kaum, schien dagegen neben den Wegen langsam von Konkurrenz erdrückt zu werden. Leider liegen keine experimentellen Ergebnisse für C. lepidocarpa und C. demissa vor. Nach den Beobachtungen an natürlichen Standorten ist C. demissa trittfest und C. le-

¹ Unterschied zur reinen Hauptkomponentenanalyse: Rotation mit den wichtigsten Hauptkomponenten (Faktoren) und anschließende Schätzung der Faktorwerte.

Tabelle 4.2.4.: Standortsfaktoren an den C. flava s.l. -Standorten

Angegeben sind nur die Vorzeichen hoher absoluter Faktorladungen (≥ 0.45)

Variable	1. Faktor	2. Faktor	3. Faktor	4. Faktor
Verdichtung	+			
Tritt	+			
Moos	-			
Vegetationsdichte	-			
pH-Wert		+		
Reaktionszahl		+		
Humusgehalt	(-)	-		
Kalkgehalt	(+)	+		
Höhe über Meer			+	
Temperaturzahl			-	
Neigung			+	
Nässe	(-)		+	
Lichtzahl				+
Feuchtezahl				+
Stickstoffzahl		(+)		-
% der Gesamtvariabilität	16	15	15	11

pidocarpa nicht. Dies steht in Zusammenhang mit der Grösse der Pflanzen und dem postfloralen Stengelwachstum. C. lepidocarpa erweist sich wiederum als schlecht angepasste Art.

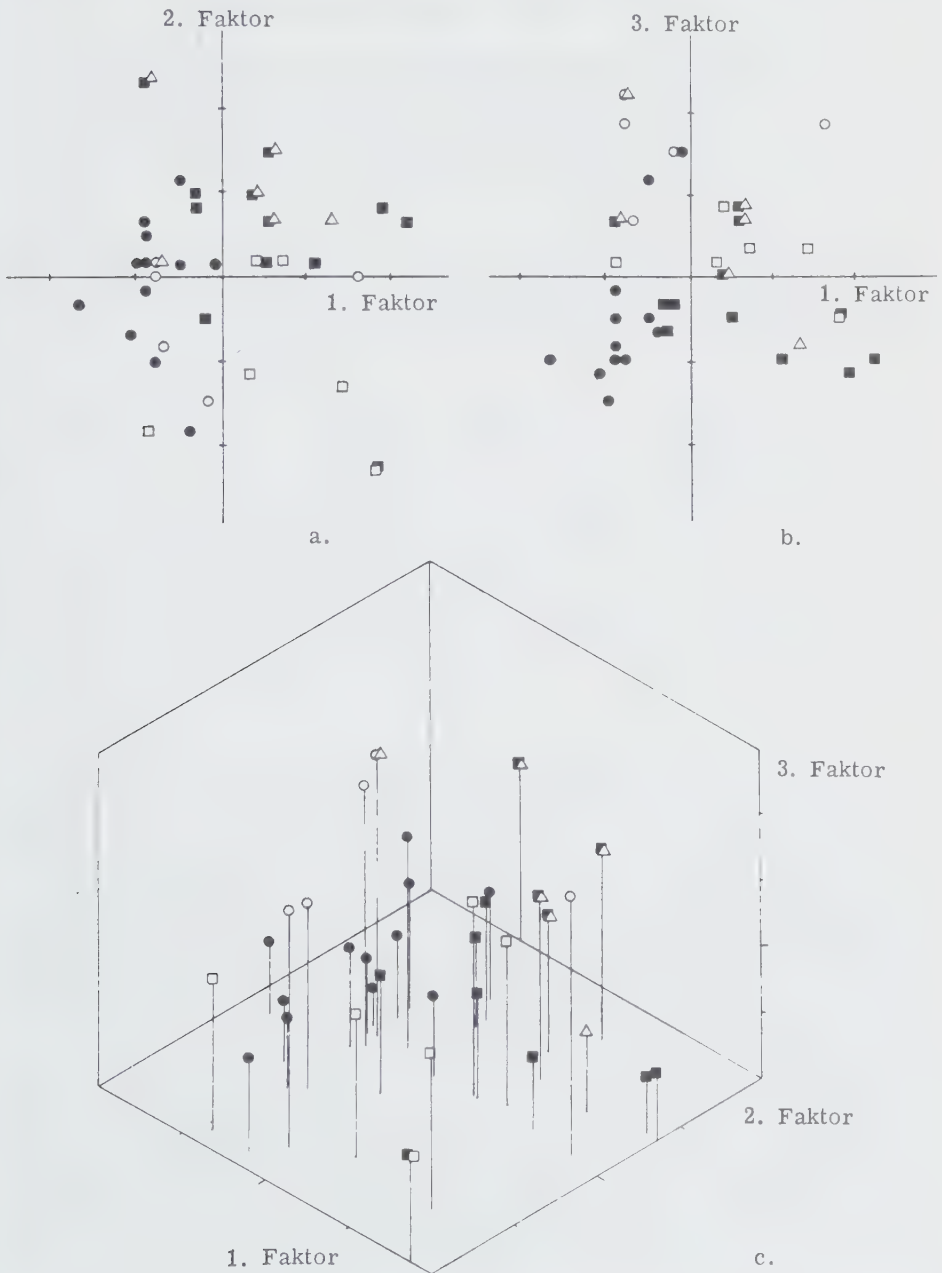
Der zweite Faktor steht für die Bodenart. Er trennt C. demissa von C. lepidocarpa. C. lepidocarpa ist bekannt als die kalkliebende Art der Gruppe; weniger bekannt scheint die Bevorzugung relativ saurer Böden durch C. demissa zu sein, obwohl beides bereits 1962 von Clymo auch experimentell gezeigt worden war. Clymo vermutet ferner, dass sich die in England seltene C. flava wie C. lepidocarpa verhalte. Das muss hier eindeutig verneint werden, könnte jedoch für C. serotina zutreffen. Allerdings kann diese Art,

Erklärungen zu Abbildung 4.2.5.:

- C. flava ○ C. "flavella" △ C. lepidocarpa □ C. demissa
- C. serotina

Wo C. flava mit andern Arten vorkommt, wurde sie weggelassen.

Abbildung 4.2.5.: Hauptkomponenten-Faktoranalyse der *C. flava* s.l.-Stand-
orte (mit 20 Standortsmerkmalen als Variablen)



wie bereits betont wurde, auf verschiedensten Böden wachsen, wenn die Konkurrenz fehlt. Zum Beispiel besiedelt sie im Hudelmoos ("Amriswil 1") verschiedene Weglein am Rande der letzten Hochmoorreste.

Der dritte Faktor erfasst vor allem die durch die verschiedene Meereshöhe bedingte Variabilität. Mit ihm liesse sich C. "flavella" von C. flava abtrennen. Später soll jedoch gezeigt werden, dass die morphologische Variabilität der beiden ineinander verfließt, indem viele Grösßenmerkmale mit der Höhenlage kontinuierlich ändern (vgl. S. 216). C. "flavella" kann als ein Oekotyp von C. flava betrachtet werden, mit einigen rein modifikatorischen, aber auch einigen genetisch fixierten Anpassungen an die rauheren Umweltbedingungen in hohen Lagen (vgl. Kap. 5.1.).

Für den vierten Faktor (nicht dargestellt in der Abbildung) erreicht C. demissa mit Ausnahme vom Hudelmoos ("Amriswil 1") immer die negativsten Werte, C. serotina mit drei Ausnahmen nur positive Werte. Vergleicht man mit den ursprünglichen Licht-, Feuchte- und Stickstoffzahlen (Tab. 4.2.2.), ergibt sich folgende Interpretation: C. demissa meidet gut durchfeuchtete Böden, wächst aber oft an leicht schattigen Stellen. C. serotina kommt im Schatten nie vor.

Zusammenfassung

Die vorliegenden Untersuchungen machen deutlich, dass die Abhängigkeit der C. flava-Gruppe vom Standort in einem möglichst umfassenden Rahmen gesehen werden muss. Für das kleine, aber ökologisch vielfältige geographische Gebiet Schweiz versuchte ich, dies zu tun. Natürlich wäre eine Ausweitung der Untersuchungen wertvoll gewesen, es fehlte mir aber die Zeit dazu. Trotzdem erlaubte ich mir, einige verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen. Die wichtigsten Resultate möchte ich hier nochmals in Kürze zusammenfassen:

- C. flava, die mit Abstand häufigste Art in der Schweiz, kommt an den meisten Standorten vor, gedeiht aber schlecht, wo auch noch andere Arten der Gruppe vorkommen. Die reinen C. flava-Bestände finden sich auf ausgeglichenen Standorten, mit regelmässiger Wasserzufuhr und ohne Tritteinfluss.

Sie wachsen sowohl auf kalkhaltigen als auch auf sauren Böden und ertragen mehr Konkurrenz als die andern Arten. C. "flavella" ist ein Oekotyp von C. flava und ersetzt sie im Gebirge.

- Die schmalblättrigen Arten C. lepidocarpa und C. serotina sind besonders lichtbedürftig und wachsen nur an dünnbesiedelten Standorten (vgl. Kap. 3.1., Zusammenfassung). C. lepidocarpa gedeiht nie auf sauren Böden. C. serotina ist am schwächsten im Wettbewerb, erträgt aber sonst am meisten Stress.

- C. demissa braucht einen kalkfreien, relativ sauren Boden, erträgt Tritt und fühlt sich als einzige Art der Gruppe auch auf trockeneren, aber leicht beschatteten Standorten wohl.

4.3. C. FLAVA UND C. SEROTINA IM "NEUWEIHER"

Im Rahmen meiner Untersuchungen im "Neuweiher" von 1975/76 studierte ich besonders intensiv die Umweltsbeziehungen der beiden Extreme C. flava und C. serotina, sowie ihres F1-Bastardes.

4.3.1. Gesellschaften

Material und Methoden

Die folgenden Ausführungen beruhen weitgehend auf meiner Arbeit über die Krautpflanzen des "Neuweiher" von 1971 (Schmid (1976)). Ich kartierte damals sämtliche Krautpflanzen und ihre Assoziationen. Darunter waren auch C. flava (damals noch für C. lepidocarpa gehalten) und C. serotina (als C. oederi bezeichnet). 1975 und 1979 kartierte ich die zwei Arten nochmals und auch den Bastard C. flava x C. serotina, der mir früher entgangen war.

Diskussion

In der Mehrzahl der 27 unterschiedenen Gesellschaften war auch C. flava s.l. vertreten. Eine Zusammenstellung gibt Tabelle 4.3.1.

Tabelle 4.3.1.: Dichte und Stetigkeit von *C. flava* s.l. in den Gesellschaften des "Neuweihers". (Zur Namengebung s. Schmid (1976); die mit * bezeichneten Gesellschaften stehen dort in Anführungszeichen.)

Gesellschaft	<i>C. flava</i>	<i>C. serotina</i>	F1-Bastard
Lemnetum minoris			
Phragmitetum communis			
Scirpetum lacustris			
Thyphetum angustifolio-latifoliae			
Caricetum vesicariae			
Caricetum elatae	(1-3, 5)	(1-5)	(1-3)
Carex acutiformis-Ges.	(1, 3, 4)	(4)	(1-3)
Sparganio-Sagittarietum			
Eleocharietum palustris	(1-5)	(3)	(1)
Calamagrostis epigeios-Lycopus europaeus-Phalaris arundinacea-Ges. *	(1-4)	(1-2)	(1)
Cyperetum flavescens typicum			
Cyperetum flavescens juncetosum compressi		4-5	1(-5)
Juncetum tenuis	(1-4)	1-3, 5	(1)
Lolio-Plantaginetum	(1, 3)	1-5	1(-3)
Junco-Menthetum longifoliae	(1-4)	1-5	(1)
Filipenduletum	(3)		
Juncus alpinus-J. articulatus-J. conglomeratus-Ges. *	1-2	(1, 3)	(1-3)
Molinia coerulea-Ges. *	(1-4)	(1-3)	1(-3)
Calamagrostis epigeios-Eupatorium cannabinum-Ges. *	1-5	(1-4)	(1-3)
Eupatoriolum cannabini			
Solidago gigantea-canadensis-Ges.	(1-2)	(1-2)	(1)
Calamagrostis epigeios-Ges. *		(1-2)	
Fragaria vesca-Ges. *	(1)	(2-3)	
Epilobium angustifolium-Rubus spec. - Ges. *			
(Fagetalia silvaticae, 2 Assoziationen)			

Erklärungen:

Reihenfolge der Gesellschaften nach abnehmender Feuchtigkeit der Standorte (geschätzt); die Dichtezahlen bedeuten:

5 = sehr dichter Bestand (vorherrschend)

4 = dichter Bestand

C. flava kommt nur in den Molinion-Gesellschaften regelmässig vor. Nach Knapp (1971) lassen sich diese Gesellschaften vor allem durch eine relativ ungünstige Nährstoffversorgung charakterisieren. Hier sind es die beiden untypischen Assoziationen, die C. flava auswählt, die Calamagrostis epigeios-Eupatorium cannabinum-Ges. und die Juncus alpinus-J. articulatus-J. conglomeratus-Ges. In der Molinia coerulea-Ges., die oft die Wege säumt, ist C. flava nur sporadisch anzutreffen. Der Einfluss des Trittes wird hier spürbar.

C. serotina ist Charakterart in der Subassoziation Cyperetum flavescentis juncetosum compressi. Nur in den Plantaginetea ist C. serotina sonst noch regelmässig anzutreffen: Juncetum tenuis, Lolio-Plantaginetum, Junco-Menthetum longifoliae. Alle vier Gesellschaften beherbergen äusserst kleinwüchsige Pflanzen (ausgenommen z.T. die letzterwähnte) und bilden keine geschlossenen Vegetationsdecken, da sie auf oder neben Wegen und auf stark verdichtetem Boden (Junco-Menthetum longifoliae) wachsen. Es kommt kaum zum Wettbewerb, jede Art hat genug mit den schlechten Umweltsbedingungen zu kämpfen.

Für das Cyperetum flavescentis juncetosum compressi können im "Neuweiher" drei Fälle des Standortes unterschieden werden:

1. Unbewachsene, schattenfreie Tümpel, die früh im Sommer trockenfallen. Hier wächst C. serotina oft mit Ranunculus flammula L. zusammen.
2. Regelmässig überschwemmte Wege am Rande des Caricetum elatae. Als typische Begleiter findet man Juncus alpinus Vill. und J. articulatus L., Odontites rubra (Baumg.) Pers. subsp. rubra und Leontodon autumnalis L.
3. Im schattenfreien Caricetum elatae treten auf einer grösseren Fläche

Erklärungen zu Tabelle 4.3.1. (Fortsetzung):

- 3 = lockerer Bestand
- 2 = sehr lockerer Bestand
- 1 = vereinzelte Individuen

Stehen die Zahlen in Klammern, so ist die Art in der betreffenden Dichte sehr selten bis selten in der Gesellschaft vorhanden. Fehlen die Klammern, so kommt die Art in der betreffenden Dichte mehr oder weniger regelmässig in der Gesellschaft vor (Stetigkeit).

die Carex elata-Horste so weit auseinander, dass dazwischen Weiherchen entstehen, die im Pionierstadium von C. serotina besiedelt waren. Cyperetum flavescens juncetosum compressi und Caricetum elatae bildeten eine zeitlang ein Gesellschaftsmosaik; heute (1975 u. 79) verdrängen konkurrenzstärkere Pflanzen langsam C. serotina.

Der Bastard C. flava x C. serotina verhält sich bemerkenswerterweise intermediär. Gesamthaft viel seltener als die Eltern, ist er immerhin im Cyperetum flavescens juncetosum compressi, im Lolio-Plantaginetum und in der Molinia coerulea-Ges. mit gewisser Stetigkeit zu finden. Insbesondere letztere steht ja bezüglich ihres Standortes (Tritt) zwischen Juncus alpinus-J. articulatus-J. conglomeratus-Ges. und Calamagrostis epigeios-Eupatorium cannabinum-Ges. (wenig Tritt) einerseits und denjenigen der Plantaginetum (viel Tritt) andererseits. Zum Teil ist dieses intermediäre Verhalten wohl nur auf das lokale Nebeneinander der Eltern (mit dem F1-Bastard in der Ueberschneidungszone) zurückzuführen.

4.3.2. Vitalität und Standort

Material und Methoden

Aufgrund der Daten von 1971 (Schmid (1976)) wählte ich 19 Stichprobenorte (a bis s, wobei f doppelt) nach folgenden Gesichtspunkten aus:

1. C. flava bzw. C. serotina soll in mittlerer bis grosser Dichte vorkommen.
2. Die beiden sollen in möglichst vielen verschiedenen Gesellschaften beobachtet werden können.

Ich markierte Quadrate von 25 cm Seitenlänge durch vier bodentief eingeslagene rote Stäbe. In regelmässigen Abständen wurde die Anzahl Sprosse von C. flava bzw. C. serotina gezählt und in 5 cm-Höhenklassen eingeteilt. Im weiteren wurden Standortsfaktoren geschätzt und zweimal alle Begleitpflanzen in den Quadraten kartiert.

4.3.2.1. Beschreibung der Stichprobenorte

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 4.3.2. und 4.3.3. dargestellt. Der

Tabelle 4.3.2.: Begleiter in den Stichprobenquadraten im "Neuweiher" 1975
(Namen nach Rothmaler (1970))

Begleiter	Quadrat:	<u>C. flava</u>					<u>C. serotina</u>										s.l.		Σ	
		a	b	c	e	m	r	s	f	g	h	i	k	l	n	o	p	q		d
Mentha aquatica		1	1	2		1	2	1	1	1	2	2		1	2	1	2	1	1	17
Calamagrostis epigeios		3	3		3	1	3	3	3		1	1			1		1	1	1	13
Juncus alpinus u./o. articulatus		3				1	1		1	3	3	3			3	1		3	3	12
Deschampsia caespitosa		1	1			1		3			1		2		2		1	1		9
Lythrum salicaria		1		1					1		1							1	1	7
Carex elata				3		1	1								1		1	3		6
Eupatorium cannabinum			1		1	1		1					1					1		6
Phragmites communis						1		1				1			1					4
Molinia coerulea									3			1	3	3						4
Carex flacca													1	2		3	3			4
Cirsium palustre		1		1	1			1												4
Eleocharis palustris										3		3					1			3
Lysimachia vulgaris		1	1		1															3
Prunella vulgaris			3					3		1										3
Lycopus europaeus						1						1			1					3
Galium palustre					3		3	1												3
Leontodon autumnalis									3	3									3	3
Taraxacum paludosum							1				1							3		3
Carex acutiformis		1																	1	2
Centaurium minus									1										1	2
Equisetum arvense																			1	1
Juncus inflexus											1									1
Epipactis palustris							1													1
Fragaria vesca							1													1
Linum catharticum					1															1
Plantago major									1											1
Solidago gigantea					1															1
Anzahl Begleiter:		8	6	4	7	9	5	11	8	5	7	7	4	3	4	6	4	6	10	4

Erklärungen:

s.l. = C. flava, C. serotina und C. flava x C. serotina

Σ = Anzahl Werte je Zeile

1 = 1-5 Sprosse

2 = 6-10 Sprosse

3 = 11 und mehr Sprosse

Tabelle 4.3.3.: Charakterisierung der Stichprobenquadrate im "Neuweier"

Merkmal	C. flava										C. serotina										s.l.	
	Quadrat:																					
	c	a	m	s	r	e	b	p	q	h	i	l	f	g	o	n	k	d	f			
Wasser	3	2	2	2	2	1	1	4	2	1	2	1	1	2	4	2	1	2	2			
Schatten	3	2	1	1	1	3	1	1	2	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1			
Tritt	1	1	1	1	1	1	3	1	3	1	1	1	4	4	1	1	2	1	3			
Bodenverdichtung	2	2	2	2	2	3	4	1	3	4	2	3	4	4	1	1	4	3	4			
Gesellschaft	3	3	3	3	4	4	4	1	1	2	1	4	2	2	1	1	4	4	2			
Diversitätsindex	.56	.84	.95	.99	.65	.78	.71	.54	.72	.80	.79	.44	.84	.65	.72	.58	.56	.94	.54			
Bodenbedeckung	2	2	2	2	3	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2			
Moos	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-			
Mahd	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+			
Sozialität	3	2	3	2	3	2	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	(3)	(2)			
Absolute Dichte	51	43	93	47	80	59	106	131	243	145	147	145	119	158	49	107	35	85	168			
% Fertile	43	28	30	51	48	15	25	15	14	12	23	25	22	31	35	20	31	45	25			
% Keimlinge	4	33	27	8	4	47	30	73	63	69	48	49	37	34	22	11	6	36	62			
Wuchshöhe	35	55	35	30	50	35	30	30	30	30	25	25	15	20	20	20	20	25	30			
Fertilität	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	(r)	(r)			
Verbiss	F	F	F	F	F	F	F	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	(r)	(r)			

Erklärungen:

s.l. = C. flava, C. serotina und C. flava x C. serotina

+ = vorhanden, - = fehlend

Wasser: trocken 1 Schatten: fehlend 1 Tritt: fehlend 1 Boden- aufgelockert 1 Ges.: Isoëto-Nanojuncetea 1
 feucht 2 gering 2 verd.: gering 2 2 Plantaginetea 2
 sumpfig 3 mittel 3 mittel 3 3 Phragmitetea 3
 nass 4 stark 4 stark 4 4 Molinio-Arrhenatheretea 4

Bodenbedeck.: gering 1 Soz.: rasig 1 Wuchshöhe: Fertilität: Verbiss: Fruchtstände F
 (inkl. C. flava) 2 kleine Horste 2 maximal, cm reduziert r ganze Pflanzen P
 va s.l.) vollständig 3 grosse Horste 3

Diversitätsindex wurde aus Tabelle 4.3.2. berechnet und zwar als

$$D_i := \sum_1^n (p_i \cdot 10^{\log p_i}),$$

wobei p_i der Quotient der absoluten Häufigkeit (d.h. 1, 2, 3) der i-ten Art und der Artenzahl n ist (Shannon-Wiener-Funktion, Krebs (1972)).

Für die folgende Beschreibung des Standortes der Arten wählte ich nur die vier Merkmale Wasser, Licht, Tritt und Diversität. Alle diese Variablen kartierte ich 1971 für den "Neuweiher": Wasser direkt, Licht indirekt als Bäume und Sträucher, Tritt indirekt durch Wege und Diversität indirekt, indem ich sämtliche Krautpflanzen kartierte. Dadurch kann nun jede Aussage, die durch die Stichprobenuntersuchung abgeleitet wird, anschliessend für das ganze Gebiet auf ihre Richtigkeit geprüft werden.

4.3.2.2. Standortsbedürfnisse von C. flava

Wasser:

Wo C. flava auf trockenem Boden vorkommt, ist die relative Dichte der blühenden Sprosse besonders niedrig und als Gegenstück die der Keimlinge besonders hoch. Dies werte ich, ausgenommen bei jungen Populationen, als ein Schwächezeichen für C. flava:

C. flava etabliert eine dichte Population durch Horstbildung, also vegetative Vermehrung. In ausgebildeten Horsten kommen Keimlinge nicht mehr hoch, sie werden nur während der Initialphase des Populationsaufbaus gebraucht. Wichtig ist deshalb für die Ausbreitung der Art, dass möglichst viele Samen von einer Population "ausgestossen" werden. - Je mehr fertile Sprosse in der Population vorhanden sind, desto mehr Samen werden produziert und desto mehr Samen werden zufällig zu neuen Standorten gelangen, wo sie unter günstigen Keimungsbedingungen Ausgangspunkte der Neubildung von Populationen werden.

Aus den Spezieskarten wird deutlich, dass C. flava wenig Toleranz gegenüber Nässe und Trockenheit zeigt. Die dichtesten Bestände liegen am Rande des Caricetum elatae.

Licht:

C. flava erreicht in den schattenfreien Stichprobenquadraten eine höhere absolute Dichte und setzt mehr Samen an als in den beschatteten.

Entlang dem südlichen Waldrand ist C. flava selten und wenig vital. Alle Standorte der Art sind mindestens eine Tageshälfte schattenfrei.

Tritt und Bodenverdichtung:

Im "Neuweiher" kommt C. flava äusserst selten auf Wegen vor. Dort bleibt sie klein und steril.

Begleiter:

Wo die Begleitflora die grösste Diversität aufweist, wächst C. flava vor allem in kleinen Horsten. Offenbar kann sie sich an diesen Orten, wie ihre Begleiter, nicht richtig etablieren.

Im Norden und Westen des "Neuweiher" wurde im September 1972 und 1974 und im Februar 1979 gemäht. Hier hat C. flava zugenommen (Abb. 4.3.1.a.). Im Süden ging sie auf Kosten der Calamagrostis epigeios-Eupatorium cannabinum-Ges. zurück. Auch sie meidet also zu harte Konkurrenz.

4.3.2.3. Standortsbedürfnisse von C. serotina

Wasser:

Die absolute Dichte von C. serotina ist am grössten in den Stichprobenquadraten mittlerer Feuchtigkeit.

An Tümpeln - das sind extrem periodische Gewässer, im Hochsommer normalerweise austrocknend - gedeiht sie besonders gut und bildet sogar kleine Horste. An dauernd sumpfigen Standorten wächst sie selten und in geringer Dichte, auf trockenen Standorten einigermassen regelmässig, aber auch nur in geringer Dichte.

Licht:

Im Südosten des "Neuweiher" ist C. serotina stark zurückgegangen. Hier lagen ihre schattigsten Standorte.

Tritt und Bodenverdichtung:

Unter Tritt bleibt C. serotina besonders klein und setzt weniger Samen an

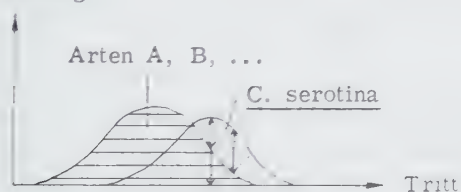
als normal. Bei stärkstem Tritteinfluss (Stichprobenorte f und g) reifen die Früchte oft nicht aus (reduzierte Fertilität).

Die grössten Dichten erreicht C. serotina im "Neuweier" immer auf Wegen und direkt daneben. An allen anderen Stellen wächst sie höchstens halb so dicht. Auf den Hauptwegen ist sie viel abundanter als auf "Neben"wegen, die von Spaziergängern selten benützt werden.

Im Südteil des "Neuweihers" sind die meisten Wege eingegangen und C. serotina mit ihnen.

Der Tritt schaltet vor allem die Konkurrenz von C. serotina aus. Dadurch ist eine optimale Lichtversorgung gegeben. Ein unmittelbar positiver Einfluss ist dem Tritt nicht zuzuschreiben, im Gegenteil: Die Pflanzen sind weniger vital als z.B. an Tümpelufern. Nach Walter (1970) kann man hier von einem ökologischen im Gegensatz zum physiologischen Optimum sprechen:

Leistung



Im Bereich des physiologischen Optimums (linker Pfeil) wird C. serotina von Konkurrenten weitgehend unterdrückt. Das ökologische Optimum ist nach rechts verschoben, wo der Tritt stärker ist.

Auf aufgelockertem Boden sind die absolute Dichte und der Keimlingsanteil im Mittel niedriger als auf verdichtetem Boden. Die Pflanzen fühlen sich hier scheinbar nicht so wohl.

Grosser Keimlingsanteil scheint bei C. serotina im Gegensatz zu C. flava ein Zeichen guter Leistung zu sein. Sie bildet Rasen, in denen Keimlinge manchmal hochwachsen können und zur Etablierung einer dichten Population beitragen.

Begleiter:

Die Wirkung der Vermoosung des Standortes auf C. serotina lässt sich am Stichprobenquadrat k zeigen: Hier fand ich die kleinste absolute Dichte, die kleinste relative Dichte der Keimlinge, reduzierte Fertilität, geringsten Samenansatz und kleinen Wuchs im Vergleich mit den andern Stichprobenquadraten von C. serotina. (Sicher wird diese schwächste Leistung vom trockenen Boden mitverschuldet.)

Zusammenfassung

C. flava wächst auf feuchtem Boden. Wo er (zeitweise oder während des ganzen Sommers) austrocknet, gedeiht sie schlecht. Ich fand sie nie an überschwemmten Orten. Sie ist auf gleichmässige Wasserzufuhr angewiesen.

Sie wächst in höheren Grasbeständen mittlerer Dichte und in der Nähe von Gebüsch und Waldrand, bevorzugt aber schattenfreie Standorte.

C. flava fehlt auf Wegen. Unter leichtem Tritteinfluss kommt sie spärlich vor. Normalerweise besiedelt sie Standorte mittlerer bis geringer Bodenverdichtung und ohne Tritt.

Unter C. flava ist meist eine Moosschicht ausgebildet. Der Boden wird durch die grünen Teile der anderen Pflanzen selten vollständig bedeckt, aber doch zu über 50 %. Die Diversität der Begleitflora von C. flava in den Stichprobenquadraten ist gross. Sie wächst im "Neuweiher" oft (aber schlecht) in Störstadien.

C. serotina ist sehr konkurrenzschwach. Jeder Einfluss, der die Konkurrenz hemmt (Tritt, Ueberschwemmung/Austrocknung), fördert indirekt C. serotina, auch wenn er sich auf das Wachstum der Einzelpflanze direkt negativ auswirkt (Tritt). Sie wächst an Tümpeln, in Mulden und auf ausgetretenen Wegen, überall dort, wo sich nach Niederschlägen Wasser sammelt. Zeitweise kann der Boden stark austrocknen (so dass z.T. Trockenrisse entstehen). Die Pflanzen ertragen auch längere Ueberschwemmung. Allgemein sind die Standorte mit C. serotina grossen Schwankungen in der Wasserversorgung unterworfen.

C. serotina gedeiht nur in lückiger, kleinwüchsiger Pflanzendecke mit guter Lichtzufuhr.

Im Moosteppich kann sich C. serotina schlecht halten. Die Bodenbedeckung durch Begleiter erreicht kaum je mehr als 50 %. Die Diversität ihrer Begleitflora ist gering. Oft wächst die Art in einer eigenen Gesellschaft (Cyperetum flavescens-juncetosum compressi).

Der Bastard C. flava x C. serotina braucht wie C. flava gleichmässige Wasserzufuhr, wächst aber auch an kurzfristig überschwemmten Orten.

Hinsichtlich Lichtbedürfnis scheint er sich intermediär zu verhalten. Er wächst wie C. flava nie auf Wegen.

Die Standorte von C. flava und C. serotina unterscheiden sich also auch im "Neuweier", wo sie sich oft auf kleinster Fläche begegnen, recht stark. Dies konnte zusätzlich mit einer Clusteranalyse (Variablen: Gesellschaft, Wasser, Tritt, Bodenverdichtung, Schatten, Bodenbedeckung, Moos, Mahd) eindrücklich bestätigt werden.

Es gilt auch im "Neuweier" das Schema C. flava - ausgeglichener Standort und wechselnde Begleiter, C. serotina - extremer Standort und treue Begleiter.

Die folgende Tabelle gibt eine Charakterisierung der optimalen Standorte der beiden Arten im "Neuweier":

Tabelle 4.3.3.: Optimale C. flava s.l.-Standorte im "Neuweier"

Standortsmerkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. serotina</u>
Wasser	konstant feucht	schwankend feucht
Licht	schattenfrei	schattenfrei
Tritt	fehlend	mittelmässig
Moosschicht	vorhanden	fehlend
Diversität	gross	klein

4.3.3. Sukzession

Material und Methoden

In Abständen von vier Jahren kartierte ich die Arten von C. flava s.l. im Neuweier: 1971, 1975, 1979. Darauf wurde bereits im vorletzten Unterkapitel (4.3.1.) unter "Material und Methoden" eingegangen; ebenso wurde dort die Kartierung der Gesellschaften erwähnt. Im Laufe der acht Jahre hat sich im "Neuweier" einiges geändert, insbesondere zwischen 1971 und 1975, nach seiner Unter-Schutz-Stellung. Auch diese Aenderungen wurden festgehalten.

Aus Platzgründen verzichte ich auf die Wiedergabe von vollständigen Karten im Rahmen dieser Arbeit. Geographische- und Gesellschafts-Karte sind in meiner Arbeit von 1976 zu finden. Die Spezieskarten können am Institut für systematische Botanik der Universität Zürich eingesehen werden.

C. flava

Der Bestand von C. flava hat sich in der Beobachtungsperiode wenig geändert. Nur in einigen sumpfigen oder schattigen Partien ist er noch lückiger geworden, als er ohnehin schon war. Stark zugenommen hat er an einer Stelle, wo die Calamagrostis epigeios-Eupatorium cannabinum-Ges. (vorherrschende Art Calamagrostis epigeios (L.) Roth) mehrmals - im September 1972, 1974 und im Februar 1979 - gemäht wurde (Abb. 4.3.1.a.). Allgemein handelt es sich aber nur um Dichteänderungen innerhalb der Einzelflecken (Mikrofazies) von C. flava. Die Gesamtanzahl der Mikrofazies blieb fast konstant. Für Dichteabnahme in einer Mikrofazies gibt es zwei mögliche Erklärungen: 1. Verschlechterung der Umweltbedingungen. 2. Ueberalterung der Stöcke. Die erste Variante kann aufgrund der bereits erwähnten Beobachtungen im "Neuweiher" bestätigt werden. Die zweite Variante ist eine Hypothese. Da Keimlinge nur am Rande einer Mikrofazies aufkommen können, erneuern sich die Stöcke im innern der Mikrofazies nicht (wenn man vegetative Vermehrung als Teil der Individualentwicklung betrachtet). Leider konnte ich nicht nachweisen, ob offensichtlich subvitale C. flava-Horste besonders alt sind.

C. serotina

Ganz anders als mit C. flava verhält es sich mit C. serotina. Ihr Bestand hat zwischen 1971 und 1975 im "Neuweiher" gesamthaft deutlich abgenommen. In den folgenden vier Jahren hielt dieser Trend in abgeschwächtem Masse an. Nachdem das Gebiet unter Naturschutz gestellt wurde (1971), gingen sehr viele Wege ein. Dies führte vor allem im Süden zu einer schlagartigen Abnahme von C. serotina. Nur an feuchteren Stellen, wo die Bodenbedeckung durch Konkurrenten weniger überhand nahm, ist sie auch heute (1979) noch ansprechend vertreten.

Im Nordwesten ist der Rückgang viel kontinuierlicher. Hier war die einzige

Veränderung eine schon vor 1971 einsetzende Austrocknung des Bodens, die viele Konkurrenten aufkommen liess. Scheinbar sind diese immer noch im Vormarsch. Die Sukzession auf Wegen verläuft hier vom Cyperetum flavescentis juncetosum compressi über eine Zwischenstufe mit viel Leontodon autumnalis zum Lolio-Plantaginetum, wie ich es bereits früher beschrieben habe (Schmid (1976)).

Die interessantesten Veränderungen sind in Abbildung 4.3.1.b. festgehalten. In der abgebildeten Gegend wurde ein früher häufig begangener Weg aufgehoben. Er grenzte ans Caricetum elatae, war also zeitweise vernässt. Auf diesem idealen Standort gedieh 1971 noch ein prächtiges Cyperetum flavescentis juncetosum compressi mit C. serotina in höchster Dichte. Heute finden sich nur noch einige inselförmige Ueberreste desselben, und wenn sich auch die Art noch einige Jahre hier halten dürfte, so ist doch ihre Gesellschaft zum baldigen Verschwinden verurteilt.

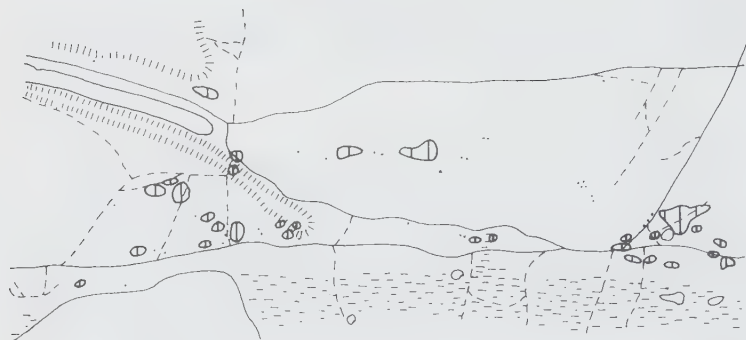
Im Norden der gleichen Gegend wurden im Frühjahr 1974 drei kleine Weiher ausgehoben. An allen hat sich C. serotina eingestellt. Auch auf dem benachbarten Weg hat sie sich ausgebreitet, obwohl der Standort hier für ein optimales Gedeihen zu trocken ist. Da dieser Weg jetzt häufiger begangen wird, fehlt fast jegliche Konkurrenz. Die ganze Situation ist hinsichtlich der Ausbreitungsmechanismen von C. serotina aufschlussreich (vgl. Kap. 3.3.).

Im Südosten des grossen Caricetum elatae hat sich C. serotina zwischen 1971 und 1975 leicht ausgebreitet, die Population ist aber dünner geworden. Zwischen 1975 und 1979 hat sich an der Situation nichts mehr geändert. Es scheint, dass durch die Regulation des "Neuweiher"-Abflusses (Frühjahr 1974) die Sukzession vom Steifseggensumpf zu trockeneren Gesellschaften gestoppt werden konnte. In dieser beginnenden Sukzession war C. serotina 1971 ein Pionier auf den freien Flächen zwischen weit auseinandertretenden C. elata-Horsten; seither wurde sie von Konkurrenten zurückgedrängt. Neu-erdings (1979) trat C. serotina mit einer entsprechenden Mikrofazies im westlichen Caricetum elatae auf.

In den nördlichen Molinion-Gesellschaften wuchs C. serotina schon 1971 eher kümmerlich. Es ist daher erstaunlich, dass sie an all diesen Stellen immer

Abbildung 4.3.1.: C. flava s.l. im mittleren Nordwesten des "Neuweiher"

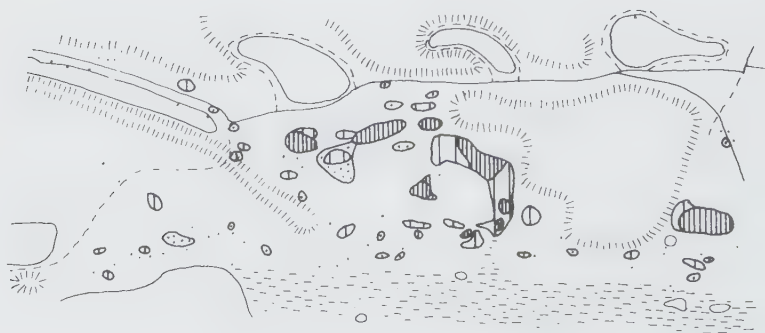
a. C. flava



1971



1975



1979

Erklärungen:

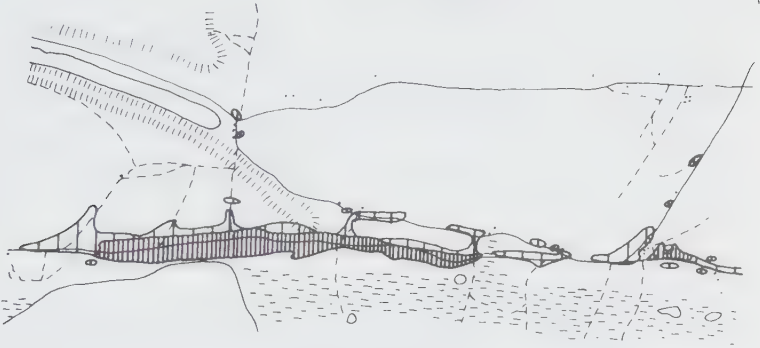
—, --- Haupt-, Nebenwege Aushub Wasser

in den Jahren 1971, 1975 und 1979.

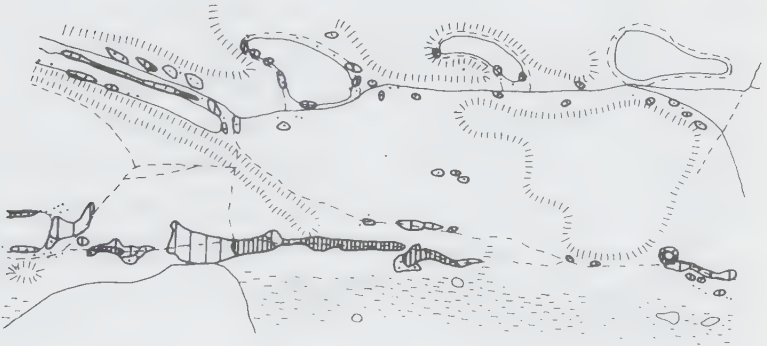
b. C. serotina

N

1971



1975



1979



○ :: geringe Dichte, vereinzelte Ind. ⊕ mittlere Dichte ⊗ grosse Dichte

noch vorkommt. Das andauernde "Dahinvegetieren" am Rande des Existenzminimums ist möglich, weil diese Plätze relativ häufig betreten werden, so dass sich nur eine spärliche Vegetationsdecke entwickeln kann.

Dichteänderungen in den einzelnen Mikrofazies selbst treten über Jahre betrachtet bei C. serotina gegenüber den Gesamt-Änderungen der Population in den Hintergrund. Darin unterscheidet sie sich von C. flava. (Jahreszeitliche Dichteschwankungen sind aber bei C. serotina grösser als bei C. flava (Unterkap. 3.6.1.).)

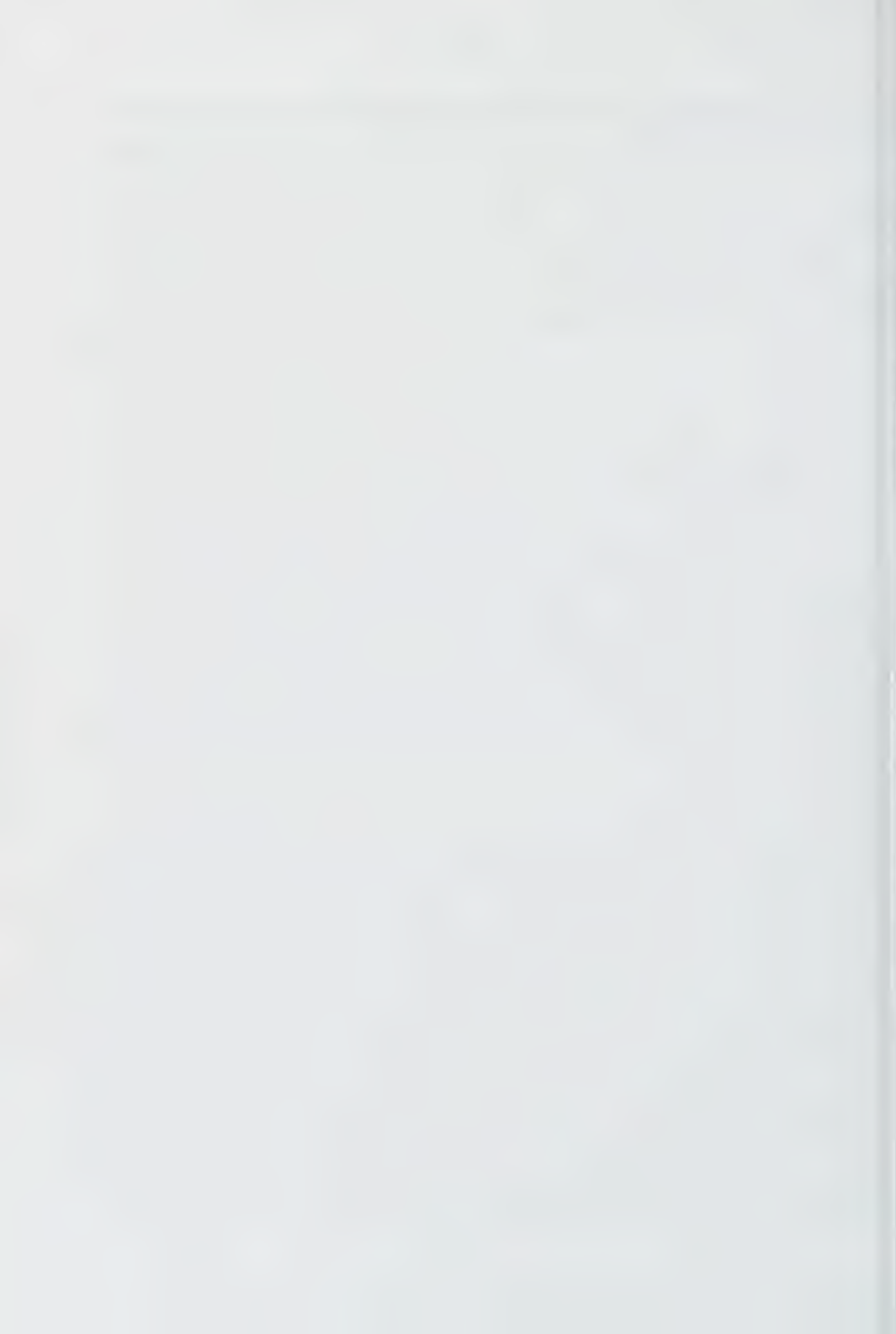
C. flava x C. serotina

Der F1-Bastard fiel mir 1971 noch nicht auf. Im Nordwesten fand ich ihn sowohl 1975 als auch 1979 recht häufig, aber selten in grösserer Dichte. In den vier Jahren änderte sich der Bestand hier nicht. In der Osthälfte des "Neuweiher" ging er fast auf Null zurück. Es lässt sich folgende Hypothese aufstellen: Da sich der F1-Bastard nur vegetativ vermehren kann, muss man annehmen, dass die Stöcke nach einigen Jahren einen natürlichen Alterstod erleiden. Wenn bis dann einer der beiden Eltern oder beide am Standort nicht mehr vorkommen, kann auch der Bastard nicht mehr ersetzt werden. (Dagegen können Rückkreuzungsschwärme auftreten, wie z.B. in "Kaltbrunn" (vgl. Unterkap. 6.1.1.).)

Zusammenfassung

Bei der Untersuchung zeitlicher Veränderungen im Bestand von C. flava s.l. über mehrere Jahre (also nicht jahreszeitlich!) wird besonders deutlich, dass C. serotina die r-Strategin ist, wogegen C. flava auch noch Eigenschaften von K-Strategen zeigt. C. serotina unterliegt raschen Wechseln der Populationsgrösse (flächenmässig); aber Dichteänderungen in bestehenden Mikrofazies laufen bei ihr kontinuierlich ab, da die Stöcke klein bleiben und regelmässig ersetzt werden (rasiges Wachstum, S. 171). C. flava zeigt bei schwacher Veränderung der Gesamtpopulationsgrösse stärkere Dichte-Wechsel in den Mikrofazies. Dies ist auf die intensive vegetative Vermehrung durch Horstbildung zurückzuführen (S. 169). Der F1-Bastard bildet ebenfalls Horste. Da ich keine Daten über das maximale Stockalter gewinnen konnte, lässt sich nicht abklären, wie rasch allfällige Dichteoszillationen in Kleinst-

Beständen von C. flava ablaufen, und wie lange sich der F1-Bastard nach Verschwinden mindestens einer Elternart an einem Ort noch halten kann.



V. Variabilität

5.1. MORPHOLOGIE UND ANATOMIE

Einleitung

Es ist die zentrale Aufgabe in der vorliegenden Arbeit, die Variabilität von C. flava s.l. zu beschreiben und zu verstehen. Als erstes stellt sich folgende Frage: Welcher Anteil der Variabilität ist genetisch bedingt, welcher Anteil umweltbedingt? Die genetisch bedingte Variabilität ist definitionsgemäss das Produkt evolutiver Vorgänge. Daher ergibt sich als zweite Frage: Welche evolutiven Vorgänge könnten die zu beobachtenden genetischen Variabilitätsmuster verursachen?

Zur Lösung beider Fragen sind sowohl deskriptive wie experimentelle Untersuchungen nötig. Die Variabilität muss quantitativ möglichst genau erfasst werden können. Hilfsmittel dazu sind statistische Verfahren, die dem Biosystematiker seit der Entwicklung leistungsfähiger Rechenanlagen zur Verfügung stehen. Um die Einflüsse von Erbgut und Umwelt festzustellen, führte ich Verpflanzungsexperimente durch. Zur Klärung der Ursachen genetischer Variabilität erwarb ich mir Kenntnisse über die Oekologie der Arten. Bringt man die ökologischen Daten und die Variabilität der Pflanzen in Beziehung

zueinander, so lässt sich die Variabilität aufteilen und die Wirkung verschiedener ökologischer Einflüsse abschätzen und vergleichen.

Im ersten Teil der Dissertation stellten sich folgende Probleme: Lassen sich die Arten der C. flava s.l. sowohl autökologisch wie auch demökologisch unterscheiden? Kann dies in Zusammenhang mit unterschiedlich starker r-Strategie gebracht werden? Im folgenden geht es nun darum, abzuklären, welche evolutiven Kräfte zwischen und innerhalb der Arten dabei wirksam sein bzw. werden könnten.

Terminologie

In der Terminologie halte ich mich vor allem an Wilson & Bossert (1973). Sie unterscheiden fünf Evolutionsfaktoren, die Genfrequenzänderungen bewirken können: Mutationsdruck, "meiotic drive", Genfluss, Selektion und genetische Zufallsdrift. Den ersten beiden Faktoren kommt meist nur eine untergeordnete oder gar keine Bedeutung zu. Den letzten verstehe ich im Sinne von Crow & Kimura (1970) als zufälligen Prozess bei der Aenderung von Genfrequenzen in Mendelpopulationen, der den deterministischen Vorgängen Genfluss und Selektion entgegen wirkt. Genetische Zufallsdrift kann zwar letztlich zu Verlust oder Fixation bestimmter Allele führen, evolutiv bedeutungsvoll sind aber auch die vorangehenden Genfrequenzänderungen, selbst dann, wenn kein Endzustand erreicht wird. Besondere Aufmerksamkeit wurde in neuerer Zeit der genetischen Zufallsdrift im Zusammenhang mit der Etablierung neutraler Gene geschenkt. Nach Wilson & Bossert kann genetische Zufallsdrift eingeteilt werden in

1. kontinuierliche Drift in zahlenmässig stets klein bleibenden Populationen,
2. zeitweilige Drift (Flaschenhalseffekt) in gelegentlich stark reduzierten Populationen und
3. Gründerprinzip.

Alle drei Effekte könnten bei C. flava s.l. eine Rolle spielen.

Einige weitere Begriffe, die in diesem Kapitel häufig Verwendung finden werden, seien nachstehend kurz erklärt.

Oekotyp: "...product arising as a result of the genotypical response of an ecospecies to a particular habitat." (Turesson (1922))

Cline, Merkmalsprogression: Phänotypische Manifestation einer kontinuierlichen Genpool-Veränderung entlang eines Umweltgradienten (Sperlich (1973)). Bei einer Topocline ändern Umweltseinflüsse mit geographischer Länge und Breite oder mit Höhenstufen. Wenn es sich um letzteres handelt, so spreche ich von einer Höhenstufen-Topocline.

Isolation: Einschränkung des Genflusses zwischen Arten, Populationen, Subpopulationen und Individuen. Ich unterscheide präzygotische und postzygotische, umweltkontrollierte und genetisch kontrollierte Isolationsmechanismen:

präzygotisch, umweltkontrolliert: geographische, ökologische, zeitliche Isolationsmechanismen

präzygotisch, genetisch kontrolliert: "breeding system", Polleninkompatibilität

postzygotisch, umweltkontrolliert: mangelndes Angepasstsein von Hybriden

postzygotisch, genetisch kontrolliert: Sameninkompatibilität, Hybridsterilität

Introgression: Genfluss zwischen Arten, bei *C. flava* s.l. und verwandten Arten durch fortgesetzte Rückkreuzung von F₁-Bastarden mit einem Elter.

OTU: "...operational taxonomic units (OTU's), which are the lowest ranking taxa employed in a given study." (Sneath & Sokal (1973)) - Zeilen der Datenmatrix

NC, "missing data": "no comparison" (NC) bezeichnet einen fehlenden Eingang in der Datenmatrix. Zum Beispiel können gewisse morphologische Daten einer Pflanze nicht verfügbar sein, wenn ihr bestimmte Organe fehlen.

Merkmal: Die Merkmale bilden die Kolonnen der Datenmatrix. Ich teile sie ein in qualitative (binäre und mehrstufige ungeordnete) und quantitative (mehrstufige geordnete und stetige) Merkmale. Quantitativ ist also im weiten Sinne von Sneath & Sokal (1973) gemeint und nicht im engen Sinne von Bock (1974), der nur stetige Merkmale als quantitative bezeichnet.

χ^2 -Wert: Pearson- χ^2 -Statistik (Dixon & Brown (1977)); testet Unabhängigkeit zwischen Zeilen (Arten) und Kolonnen (Merkmalsausbildungen) einer Kontingenztafel.

F-Wert: Verhältnis zwischen erklärbarer (Art, Alter, Standortseinflüsse, ...) und nicht erklärbarer (zufälliger) Variabilität.

5.1.1. Variabilität am natürlichen Standort

Material und Methoden

Hauptziel der morphologischen und anatomischen Untersuchungen war, die Variabilität von C. flava s.l. unter natürlichen Bedingungen möglichst ganzheitlich zu beschreiben. Dazu sammelte ich bewusst Pflanzen von einem breiten Standortsspektrum, wobei ich auch die entsprechenden ökologischen Daten der Standorte festhielt. Pro Art und Standort untersuchte ich normalerweise je 5-10 fertile und vegetative Sprosse morphologisch und 3 fertile Sprosse anatomisch. Um Stichprobenfehler zu vermeiden, verwendete ich nie mehr als einen Spross pro Individuum. Die verschiedenen Aspekte der Gesamtvariabilität wurden dadurch berücksichtigt, dass alle sich anbietenden morphologischen und anatomischen Merkmale ohne Bevorzugung bestimmter (z.B. durch stärkere Gewichtung) erfasst wurden.

Im Einzelnen gehe ich auf die Methoden erst dort ein, wo sie gebraucht werden.

5.1.1.1. Morphologie fertiler Sprosse

Material und Methoden:

Der grösste Teil der Variabilitätsuntersuchungen bezieht sich auf morphologische Merkmale fertiler Sprosse. Das Hauptproblem war, ein möglichst ökonomisches Verhältnis zwischen erfasster Datenmenge und Signifikanz der Resultate zu finden. Ich wählte ein Vorgehen in drei Schritten. In einer ersten Voruntersuchung wurden 83 Merkmale an 49 Pflanzen geprüft. Jede Art war durch junge und alte Sprosse von je einem Standort vertreten. Im zweiten Schritt betrug die Individuenzahl 239, von den Merkmalen wurden 46 weiterverwendet. In diesem Schritt wurden auch noch einige Bastarde mitberücksichtigt. Mit dieser Untersuchung sollte allenfalls bei weiteren Pflanzen hybridogener Ursprung entdeckt werden. Die endgültige Datenmatrix wies 315 Zeilen (Individuen = "cases") und 42 Kolonnen (Merkmale = "variables") auf. Es waren nur noch die reinen Arten darin enthalten. Jedesmal wurden dieselben multivariaten Analysen durchgeführt, allerdings zunehmend detaillierter. So konnten jeweils nach dem "updating" von 49 auf 239 und dann von 239 auf 315 Pflanzen die neuen Resultate mit den alten

verglichen werden. Da nur geringe Unterschiede auftraten, kann man sagen, die "Reihe der drei Untersuchungen konvergiere". Dies zeigt, dass die ausgewählten Individuengruppen tatsächlich Zufallsstichproben aus den jeweils gleichen Grundgesamtheiten darstellten. Daher kann ich mich hauptsächlich auf die Diskussion der Resultate aus der letzten Untersuchung (Hauptuntersuchung) beschränken.

In der Tabelle 5.1.1. sind sämtliche Merkmale aufgeführt, die ich in einer der Vor- oder in der Hauptuntersuchung benützte. Normalerweise wurden die Merkmale an getrockneten Pflanzen untersucht. Da es sich zeigte, dass sich einige Merkmale (z.B. "Blattbreite") beim Trocknungsprozess bis um den Faktor 2 verringern können, habe ich diese Merkmale an aufgeweichtem Material gemessen. Dem Wasser wurde Tinovetin als Netzmittel beigegeben. Von Stengel- und Blattepidermis stellte ich nach dem Einweichungsprozess Nagellackabzüge her. Meist sind die Merkmale auf diesen noch gut feststellbar.

Die Codierung der Merkmale bot selten Probleme. Einzig das Merkmal "Hochblattstellung" musste aufgeteilt werden in drei binäre Merkmale. Wenn ein Merkmal an einer Pflanze nicht mehr bestimmt werden konnte, wurde die entsprechende Stelle in der Datenmatrix als "missing data" (NC = "no comparison") markiert. Diese Eingänge wurden für Cluster-, Faktor- und Diskriminanzanalysen folgendermassen ersetzt: Die Zeilen der Matrix (Individuen) können nach Art, Herkunft und Alter gruppiert werden. Ich ging davon aus, dass alle Sprosse, die in Art, Herkunft und Alter übereinstimmen, eine einheitliche Stichprobe darstellen. Daher wählte ich jeweils aus der entsprechenden Merkmalsspanne der Gruppe einen Wert nahe dem Median aus. Dieser wurde dann dem betreffenden Individuum in der Gruppe, an dem das Merkmal nicht feststellbar war, zugeordnet.

Alle Berechnungen wurden mit dem bereits im Kapitel 1.4. erwähnten BMDP-Programmpaket durchgeführt. Bei den meisten Analysen waren die Einzelindividuen die Elemente der Objektmenge ("operational taxonomic unit" = OTU). In einigen Fällen wurden aber die Populationsmittel als Objekte genommen, vor allem dort, wo ein Vergleich mit Standortmerkmalen gemacht wurde (z.B. multiple Regressionsanalysen).

Tabelle 5.1.1.: Codierte Merkmale fertiler Sprosse von *C. flava* s.l.

Merkmal und Definition		Zustand ¹	Vergrößerungs- faktor	Codierung	Untersuchung ²
Blätter					
Zahl	Anzahl lebender Blätter	-	1	Anzahl	+++
Länge	maximale Länge	-	1	mm	+++
unterste Stelle	der grössten Breite grund- ständiger	-	1	0 = erstes Achtel ... 7 = achties Achtel	+ - -
oberste Stelle		-	1		+ - -
unterste Stelle		-	1		+ + -
oberste Stelle	der grössten Breite mitt- lerer	-	1		+ + -
Zählung distal	mit Fingern fühlbare Rauhigkeit	-	1	0 = glatt 1 = rau	+ - -
Zählung proximal		-	1		+ - -
Breite	maximale Breite	+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+++
Rippen	von unten sichtbare	+	12.5	Anzahl	+++
Faltung		+	1, 12.5	0 = flach 1 = rinnig	+++
Ligula	maximale Saumlänge blattseitig	+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+++
Stomata	mindestens zur Hälfte sichtbare im Bildausschnitt	A	240	Anzahl / 0.16 mm ²	+ - -
Epidermiszell-Länge	maximale Länge	A	240	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Epidermiszellbreite	maximale Breite	A	240	Einheiten Okularmikrometer	+++
Silikatkörpermaximum	maximale Anzahl pro Zelle	A	240	Anzahl	+++
Silikatkörpermodus	häufigste Anzahl pro Zelle	A	240	0 = einer 1 = einer od. zwei 2 = zwei 3 = mehr als zwei	+++
Hochblätter					
Ausbildung oberstes		-	1	0 = fehlend od. tragb.artig 1 = fadenf. 2 = blattartig	+++
Länge oberstes		-	1	mm, 0 wenn tragblattartig	+++
Stellung unterstes	Abweichung von Stengel- achse	-	1	drei binäre Teilmerkmale: aufwärts, waagrecht (nicht mehr als 45° nach unten od. oben abweich.), abwärts	+++
Scheidenlänge unterstes		-	1	mm	+ - -
Stengel					
Krümmung		-	1	0 = gerade 1 = kurzer B. 2 = langer schwacher B. 3 = langer starker Bogen	+++
Höhe	Abstand Boden - Spitze des männli- chen Aehrchens	-	1	mm	+++
Dicke		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+++
Rippen	von aussen sichtbare	+	12.5	Anzahl	+ - -
Höhlung		+	12.5	0 = gefüllt 1 = hohl	+++
Form	Querschnittsform	+	12.5	0 = höchst. eine } Seiten 1 = zwei 2 = drei } konvex	+ + -
Kanten	im Querschnitt sichtbare	+	12.5	Anzahl	+ - -
Stomata	mindestens zur Hälfte sichtbare im Bildausschnitt	A	240	Anzahl / 0.16 mm ²	+++
Epidermiszell-Länge	maximale Länge	A	240	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Epidermiszellbreite	maximale Breite	A	240	Einheiten Okularmikrometer	+++

Anmerkungen am Tabellenende

Tabelle 5.1.1.: Fortsetzung

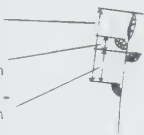
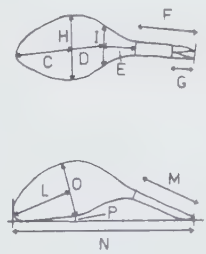
Merkmal und Definition		Zustand	Vergrößerungs- faktor	Codierung	Untersuchung
Blütenstand (im engen Sinne)					
Abstand unterstes weibl. - männl. Aehrchen		-	1	mm	+ - -
Abstand zweitoberstes - oberstes weibl. Aehrchen		-	1	mm	+ - -
Abstand unterstes - zweitoberstes weibl. Aehrchen		-	1	mm	+ - -
männliches Aehrchen					
Stellung	Abweichung von Stengelachse	-	1	0 = aufrecht 1 = leicht schief 2 = stark schief ($>30^{\circ}$)	+ + +
Länge		-	1	mm	+ + +
Breite		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Stiel	Abstand Basis - oberstes weibl. Aehrch.	-	1	mm	+ + +
Tragblattlänge		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ + +
Tragblattbreite		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ + +
Tragblattform		+	12.5	0 = spitzoval 1 = schiffchenförmig 2 = lanzettlich	+ - -
Farbe Tragblatt medial		+	12.5	0 = weiss od. braun 1 = grün	+ - -
Farbe Tragblatt lateral		+	12.5	0 = weiss 1 = braun	+ - -
weibliche Aehrchen					
Zahl		-	1	Anzahl	+ + +
Stellung	Abweichung von Stengelachse	-	1	0 = aufrecht 1 = abstehend	+ + +
Form	Umriss von der Seite	-	1	0 = rund 1 = oval 2 = zylindrisch 3 = langzylindrisch	+ + +
Länge	maximale Länge	-	1	mm	+ + +
Breite	maximale Breite	-	1	mm	+ + +
Stiel unterstes	sichtbare Länge	-	1	mm	+ - -
Gesamtzahl } Schläuche im grössten		-	12.5	Anzahl	+ - -
Zahl leere } Aehrchen		-	12.5	Anzahl	+ - -
Stellung obere Schläuche	} Abweichung von Aehrchenachse	-	1	0 = $\uparrow$ 1 = $\uparrow$ 2 = $\vee$ 3 = $\vdash$	+ + +
Stellung mittlere Schläuche		-	1	4 = $\vdash$ 5 = $\nwarrow$ Schlauch	+ + +
Stellung untere Schläuche		-	1	Aehrchenachse	+ + +
Schlauchform	Umriss von der Basis	+	12.5	0 = rund 1 = rund bis dreieckig 2 = abgeflacht	+ - -
Schlauchlänge (N)		+	11	mm in der Vergrößerungsskizze	+ + +
(C)		+	11		+ + +
(D)		+	11		+ + +
(E)		+	11		+ + +
(F)		+	11		+ + +
(G)		+	11		+ + +
Schlauchbreite (H)		+	11		+ + +
(I)		+	11		+ + +
(L)		+	11		+ + +
(M)		+	11		+ + +
Schlauchdicke (O)		+	11		+ + +
(P)		+	11		+ + -

Tabelle 5.1.1.: Fortsetzung

Merkmal und Definition		Zustand	Vergrößerungs- faktor	Codierung	Untersuchung
(weibliche Aehrchen)					
Schnabelzähnung	Einschnitt an Schnabelspitze	+	12.5	0 = undeutlich 1 = deutlich	+ - -
Schnabelborsten	sichtbare Borsten einseitig	+	12.5	Anzahl	+ + +
Schlauchnerven total	sichtbare Nerven	+	12.5	Anzahl	+ - -
Schlauchnerven dorsal		+	12.5	Anzahl	+ - -
Schlauchnerven lateral		+	12.5	Anzahl	+ - -
Schlauchepidermiszell-Länge	dorsales Hautstück zwischen Nerven	+	240	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Schlauchepidermiszellbreite	maximale Länge	+	240	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
	maximale Breite	+			
Tragblattlänge		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Tragblattbreite		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Tragblattform		+	12.5	0 = rundlich 1 = eispitz 2 = länglich eispitz 3 = spitzoval	+ - -
Farbe Tragblatt medial		+	12.5	0 = weiss od. braun 1 = intermediär 2 = grün	+ - -
Farbe Tragblatt lateral		+	12.5	0 = weiss 1 = braun	+ - -
Fruchtlänge		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Fruchbreite		+	12.5	Einheiten Okularmikrometer	+ - -
Fruchtförm längs	Umriss von der Seite	+	12.5	0 = eispitz 1 = eispitz bis dreieckig	+ - -
Fruchtförm quer	Umriss von der Spitze	+	12.5	0 = dreieckig 1 = eine S. k. 2 = zwei S. k. 3 = drei Seiten konvex (= rundlich)	+ - -

¹ - trocken + eingeweicht A Nagellackabzug (bei Blättern von der Unterseite)

² + - - in der ersten Voruntersuchung verwendet

+ + - in der ersten und zweiten Voruntersuchung verwendet

+ + + in der ersten und zweiten Voruntersuchung und in der Hauptuntersuchung verwendet

5.1.1.1.1. Erste Voruntersuchung:

Alle Merkmale wurden zuerst an wenigen typischen Vertretern jeder Art und zweier verschiedener Alterskategorien geprüft. Dabei zeigte sich, dass sinnvollerweise bestimmte Merkmale weggelassen werden sollten. Die Gründe dafür sind in Tabelle 5.1.2. aufgeführt.

Gewiss hätte man einige der gestrichenen Merkmale bei genauerer Untersuchung doch verwenden können. Auch wären weniger Probleme mit NC's aufgetreten, wenn nur fruchtende Pflanzen gebraucht worden wären. Es war mir jedoch wichtiger, die Merkmale möglichst sicher und auch an jüngeren

Tabelle 5.1.2.: Nach der ersten Voruntersuchung ausgeschiedene Merkmale fertiler Sprosse von C. flava s.l.

Merkmal	Grund des Ausscheidens
Blätter	
unterste Stelle } der grössten Breite	weniger Variabilität als gleiches Merkmal bei mittleren
oberste Stelle } grundständiger	weniger Variabilität als gleiches Merkmal bei mittleren
Zähnung distal	praktisch konstant über alle Individuen
Zähnung proximal	praktisch konstant über alle Individuen
Stomata	wenig nicht-zufällige Variabilität
Epidermiszell-Länge	geringe Variabilität
Hochblätter	
Scheidenlänge unterstes	häufige Ausreisser
Stengel	
Rippen	Beobachtungsschwierigkeiten
Kanten	Definitionsschwierigkeiten
Epidermiszell-Länge	Beobachtungsschwierigkeiten
Blütenstand (im engen Sinne)	
Abstand unterstes weibl. - männl. Aehrch.	häufige Ausreisser
Abstand zweitoberstes - oberstes weibl. Aehrch.	geringe Variabilität
Abstand unterstes - zweitoberstes weibl. Aehrch.	häufige Ausreisser und NC's
männliches Aehrchen	
Breite	nur Altersunterschiede
Tragblattform	Beobachtungsschwierigkeiten
Farbe Tragblatt medial	nur Altersunterschiede
Farbe Tragblatt lateral	konstant über alle Individuen
weibliche Aehrchen	
Stiel unterstes	häufige Ausreisser
Gesamtzahl } Schläuche im grössten	keine nicht-zufällige Variabilität
Zahl leere } Aehrchen	häufige NC's (junge Pflanzen!)
Schlauchform	Definitionsschwierigkeiten
(G)	Beobachtungsschwierigkeiten
Schnabelzähnung	praktisch konstant über alle Individuen
Schlauchnerven total	Beobachtungsschwierigkeiten, wenig nicht-zufällige Variabilität
Schlauchnerven dorsal	Beobachtungsschwierigkeiten, wenig nicht-zufällige Variabilität
Schlauchnerven lateral	Beobachtungsschwierigkeiten, wenig nicht-zufällige Variabilität
Schlauchepidermiszell-Länge	Beobachtungs- und Definitionsschwierigkeiten (Lokalisierung auf Schlauch)
Schlauchepidermiszellbreite	
Tragblattlänge	weniger Variabilität als gleiches Merkmal beim männl. Aehrch.
Tragblattbreite	wenig nicht-zufällige Variabilität
Tragblattform	geringe Variabilität
Farbe Tragblatt medial	nur Altersunterschiede
Farbe Tragblatt lateral	praktisch konstant über alle Individuen
Fruchtlänge	geringe Variabilität, häufige NC's
Fruchtbreite	häufige NC's
Fruchtform längs	Beobachtungsschwierigkeiten
Fruchtform quer	Beobachtungsschwierigkeiten

> (junge Pflanzen!)

Sprossen feststellen zu können. Entscheidend für die Reduktion der Merkmalszahl von 83 auf 46 nach der ersten Voruntersuchung war ein biologischer Grund:

Sneath & Sokal empfehlen in ihrem bekannten Textbuch (1973), immer möglichst viele Merkmale bei numerisch-taxonomischen Untersuchungen zu codieren. Dies trifft für alle ihre Beispiele zu, aber nicht für meines. Der Unterschied liegt darin, dass sich die meisten Arbeiten von Taxonomen mit OTU's auf der Stufe der Art oder höherer Kategorien befassen, während man sich in biosystematischen Arbeiten für Individuen und Populationen interessiert. Für diese tiefe Stufe kann die Hypothese aufgestellt werden, dass mit stetig wachsender Merkmalsmenge die Güte einer Klassifikation an einem Punkt wieder zu sinken beginnt, da ein grosser Teil der weiteren Merkmale über die ganze Objektmenge zufällig schwanken wird. Je mehr man davon miteinbezieht, desto stärker werden sie die primär benützten differenzierenden Merkmale übertönen. In allen Clusteranalysen mit 49 Pflanzen und 83 Merkmalen bestätigte sich diese Ueberlegung. Es trat das ein, was man nachrichtentechnisch als "Rauschen" bezeichnen könnte. Alle Individuen waren sich sehr ähnlich, so dass sich die Arten nur schlecht als einheitliche Gruppen herauskristallisieren liessen. Die in dieser Hinsicht besten Dendrogramme zeigten übermässig viele "reversals", womit jegliche Signifikanz verloren ging. Die Bestätigung der Hypothese ist aber interessant darum, weil damit gezeigt ist, dass die Artengruppe der C. flava als Ganzes in vielen Merkmalen stark variiert.

Aufgrund der ersten Untersuchungen erwiesen sich bereits einige Merkmale als taxonomisch besonders wertvoll ("Schlauchlänge (N)", "Breite weibliche Aehrchen", "Blattbreite", "Ligula", ...). Unter "wertvollen Merkmalen" verstehe ich solche,

1. die stark variieren, aber bei denen Ausreisser selten sind;
2. deren Variabilität sich aufteilen lässt nach Arten und Populationen, aber nicht nach dem Alter;
3. die mit einigen andern Merkmalen korreliert sind, also zu einem Merkmalskomplex gehören.

5.1.1.1.2. Zweite Voruntersuchung:

Für die zweite Voruntersuchung wurden die verbliebenen 46 Merkmale noch durch vier neue Kombinationen ergänzt:

neues Merkmal	Transformation
Schlauchauslauf	(D) - (C)
Schlauchbasis	(C) / (H)
Schlauchkrümmung	(P) / (O)
Schnabel	(E) + (F)

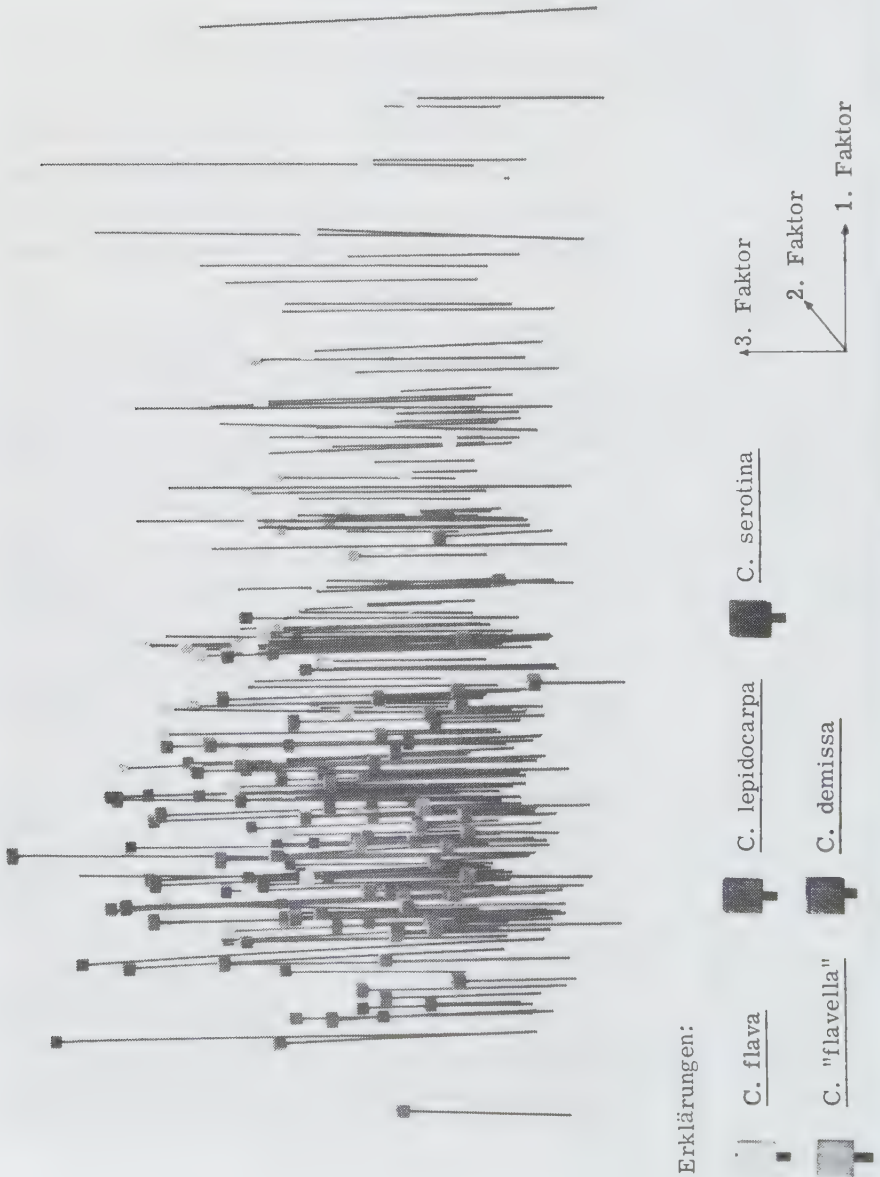
Die zweite Voruntersuchung sollte zeigen, ob die a priori vorgenommene Gruppierung der Pflanzen mit konventionellen Bestimmungsmethoden sinnvoll sei. Die Hauptaufgabe kam dabei Faktor-, Cluster- und Diskriminanzanalysen zu.

Faktoranalyse: In Abbildung 5.1.1. sind die Individuen, die zu reinen Arten gehören, im Raummodell der ersten drei Faktoren zu sehen. Diese wurden in einer Hauptkomponenten-Faktoranalyse gewonnen (Diskussion der Methode in der Hauptuntersuchung). Vergeblich sucht man im Modell nach isolierten Individuengruppen. Aber obwohl die morphologische Variabilität aller fünf Arten ineinander übergeht, konzentrieren sie sich doch auf verschiedene Raumabschnitte. Der erste Faktor (Schlauchlängenmerkmale) trennt C. flava und einen Teil der C. "flavella" ab. Der zweite (Schlauchbreitenmerkmale) trennt C. demissa von C. serotina. Beim dritten (Blütenstandsmerkmale) erreichen C. serotina die negativsten, C. lepidocarpa und alle Bastarde (im Modell nicht dargestellt) die positivsten Werte.

Am meisten gemeinsame Variabilität hat das Paar C. flava/C. "flavella". Trotz der grossen Variabilität von C. flava bietet sich keine weitere Unterteilung der Gruppe an. Gegenseitig am nächsten stehen sich die Individuen von C. serotina. Sicher gehören keine davon zu einem andern Taxon wie z.B. C. pulchella.

Clusteranalysen: In Clusteranalysen bilden die Arten erwartungsgemäss deutlichere Gruppen als in den Faktoranalysen. Dabei konnten noch einige Fehlbestimmungen aufgedeckt werden:

Abbildung 5.1.1.: Hauptkomponenten-Faktoranalyse der C. flava s.l.-Individuen (vgl. auch die Abb. auf S. 3)



- 5 Pflanzen von "Breil 1" gehören nicht zu C. flava. Es handelt sich um C. lepidocarpa-Rückkreuzungen.
- 6 Pflanzen von "Filzbach 1" müssen zu C. lepidocarpa gestellt werden.
- 4 Pflanzen von "Benken 2" erwiesen sich als C. flava x C. serotina-Bastarde.

Alle diese Pflanzen liessen sich später auch aufgrund anderer (ökologischer und karyologischer) Information erkennen.

C. flava und C. "flavella" bilden einen einzigen Cluster. C. lepidocarpa steht zwischen C. flava und C. serotina, C. demissa näher bei C. serotina.

Diskriminanzanalyse: Die a priori-Klassifikation der reinen Arten lässt sich gut mit Klassifikationsfunktionen nachvollziehen. Einzig C. "flavella" lässt sich auch damit nicht von C. flava loslösen. F1-Bastarde verhalten sich teilweise intermediär zu den Eltern. Viele können mit morphologischen Merkmalen bestimmt werden. Dies ist für Rückkreuzungen nicht der Fall.

Konsequenzen: Aufgrund der Ergebnisse der zweiten Voruntersuchung entschied ich mich dafür, in der Hauptuntersuchung nur noch die reinen Arten zu berücksichtigen. Bei der Weiterverwendung der F1-Bastarde und Rückkreuzungen wären Voraussetzungen wie Unabhängigkeit und Normalverteilung bei gewissen statistischen Verfahren krass missachtet worden. Die morphologische Stellung der verschiedenen Bastarde wird nun im Unterkapitel 6.1.2. behandelt.

Die Schwierigkeiten bei der Unterscheidung von C. flava und C. "flavella" veranlassten mich dazu, in der Hauptuntersuchung die Auswertungen jeweils auch mit vier Arten durchzuführen, d.h. C. "flavella" als C. flava zu klassifizieren.

Im übrigen erwies es sich als richtig, die Individuen a priori Arten zuzuordnen, so dass für die Hauptuntersuchung keine neue Klassifikation vorgenommen werden musste.

Auf die Analyse der Einzelmerkmale im Rahmen der zweiten Voruntersuchung gehe ich nicht ein. Sie führte dazu, dass am Ende noch vier Merkmale ausgeschieden werden mussten. Es sind dies:

unterste Stelle der grössten Breite mittlerer Blätter

oberste Stelle der grössten Breite mittlerer Blätter

Stengelform

(P)

Mit dem Ausscheiden von "(P)" fällt auch das transformierte Merkmal "Schlauchkrümmung" weg.

5.1.1.1.3. Hauptuntersuchung:

In ihrer endgültigen Form enthielt die Datenmatrix 315 Individuen und 42 Merkmale. Art, Herkunft und Alter der untersuchten Pflanzen sind in Tabelle 5.1.3. aufgeführt. Diese "Merkmale" wurden als "grouping variables" in drei zusätzlichen Kolonnen der Matrix abgelocht.

A. Variabilität über die ganze Artengruppe: Die meisten der quantitativen Merkmale zeigen eine flachere Kurve als die Normalverteilung. Bei den "Zählmerkmalen" ergeben sich häufig fast Rechteckverteilungen. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass die entsprechenden Merkmale nicht zufällig über die ganze Artengruppe C. flava variieren. Artunterschiede sind die Ursache solcher Verteilungen. Normalerweise sind sie aber in der Gruppe C. flava s.l. zu klein, um zu zweigipfligen Verteilungen zu führen. Einzig die beiden wichtigen (und untereinander eng korrelierten) Merkmale "Schlauchlänge" und "Schnabellänge" haben eine bimodale Kurve.

Viele quantitative Merkmale sind vor allem bei C. serotina schwach ausgebildet und variieren kaum, während für C. flava das Umgekehrte gilt. Durch solche ungleiche Gruppenvarianzen entstehen schiefe Verteilungen.

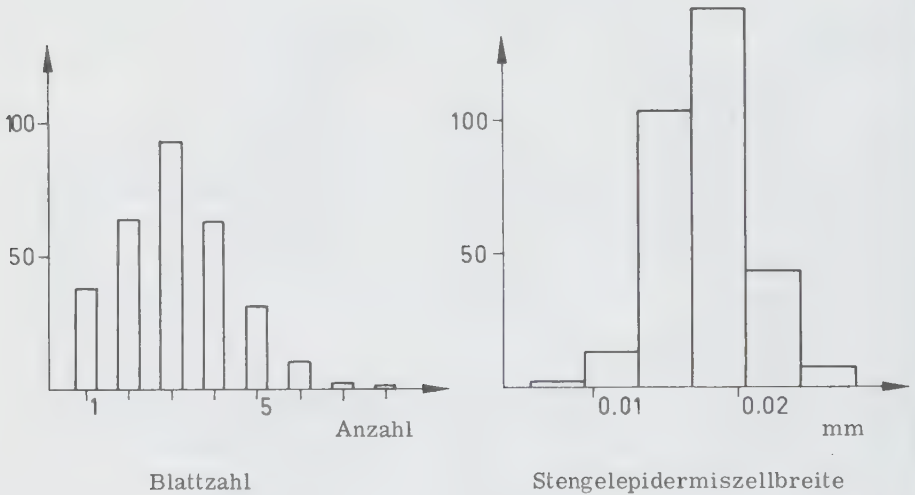
Die wenigen Merkmale, die nach ihrer Verteilung über die ganze C. flava s.l. als artunabhängig erscheinen, sind "Blattzahl", "Blatt-" und "Stengelepidermiszellbreite" und "Stengelstomata". Allerdings könnten sie z.T. altersabhängig sein, was vor allem bei der "Blattzahl" naheliegen würde. Abbildung 5.1.2. zeigt Histogramme für die Merkmale "Blattzahl" und "Stengelepidermiszellbreite".

Tabelle 5.1.3.: Für die morphologischen Untersuchungen fertiler Sprosse verwendete Pflanzen

Art	Herkunft	Anzahl Individuen blühend fruchtend		Art	Herkunft	Anzahl Individuen blühend fruchtend	
<u>C. flava</u>				<u>C. demissa</u>			
	Lauterbrunnen 1		5		Rüte 1		7
	Rüte 2		5		Mels 1	5	5
	Saignelégier 1	3	7		Mels 2		5
	Menzingen	4	4		Rehetobel	10	5
	Amriswil 1	4			Novaggio	2	8
	Amriswil 2		5		Amriswil 1	1	5
	Kreuzlingen 1	5	3		Altstätten	2	4
	Kottwil	2	4			20	39
	Schötz		5		Total		59
	Regensdorf	4					
	Nussbaumen	2	1				
	Filzbach 2	2	1				
	Kaltbrunn	2	2				
	Benken 1		3				
	Valganna		4				
		28	49				
	Total		77				
<u>C. "flavella"</u>							
	Kerns	5	5		Saignelégier 2	5	3
	Peist 1	5	5		Breil 2	5	5
	Peist 2		5		Wetzikon	4	5
	Lauterbrunnen 2		10		Amriswil 1	5	8
	Alt-St. -Johann	5	5		Zielschlacht	3	2
	Krummenau		5		Kreuzlingen 2	6	3
	Oberägeri	1	4		Erlach 1	5	2
		16	39		Erlach 2	5	5
					Benken 2	2	2
					Caslano	7	3
					Rammingen	1	6
						48	44

Abbildung 5.1.2.: Merkmale mit grosser Variabilität über die ganze C. flava s.l.

Ordinate: Anzahl untersuchter Pflanzen



B. Einzelmerkmale: Art- und Altersunterschiede:

Material und Methoden: Mit Varianzanalysen, t-Testen und χ^2 -Testen untersuchte ich, ob bei den einzelnen Merkmalen Artunterschiede vorkommen und ob das Alter einen Einfluss ausübt. Ich benützte dazu die BMDP-Programme 7D, 2V, 3D und 1F. Bei Merkmalen, die wegen ungleicher Gruppenvarianzen mit der normalen Varianzanalyse nicht getestet werden dürfen, verwendete ich den F-Wert von Welch (Brown & Forsythe (1974)).

Resultate-Ueberblick: Alle Analysen wurden mit fünf und mit vier Arten (C. "flavella" unter C. flava) durchgeführt.

In Tabelle 5.1.4. sind die entsprechenden F- und χ^2 -Werte zusammengestellt. Auf die Wiedergabe von weiteren Zahlen für alle Merkmale habe ich bewusst verzichtet¹. Dadurch wäre die Uebersichtlichkeit verloren gegangen. Da nun aus Tabelle 5.1.4. nicht ersichtlich ist, zwischen welchen Ar-

¹ In Tabelle 2.2.1., Seite 29 sind die einfachen Streuungsintervalle der wichtigsten Merkmale aufgeführt.

Tabelle 5.1.4.: F- und χ^2 -Werte für den Vergleich der Arten (BMDP-Programme 7D, 1F)

Merkmal	fünf Arten				vier Arten (C. "flavella" unt. C. flava)			
	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Fr. gr. (Konting. - tabellen)	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Fr. gr. (Konting. - tabellen)
Blätter								
Zahl	3.69	-	4.57	-	4.70	-	5.83	-
Länge	10.15	-	19.76	-	13.64	-	8.65	-
Breite	7.63	-	91.54	-	9.24	-	114.10	-
Rippen	((1.17))	11.94	11.50	-	((1.79))	13.22	13.60	-
Faltung	-	-	-	190.62/4	-	-	-	190.57/3
Ligula	31.25	-	146.65	-	53.01	-	144.18	-
Epidermiszellbreite	(2.69)	-	10.08	-	(2.89)	-	11.22	-
Silikatkörpermaximum	5.14	-	41.55	-	6.92	-	55.75	-
Silikatkörpermodus	-	-	-	90.77/12	-	-	-	90.29/9
Hochblätter								
Ausbildung oberstes	-	-	-	130.39/8	-	-	-	123.12/6
Länge oberstes	17.61	-	46.26	-	13.60	-	59.17	-
Stellung unterstes ¹	-	-	-	47.85/4 (11.72/4) 46.85/4	-	-	-	46.81/3 (9.58/3) 123.12/3
Stengel								
Krümmung	-	-	-	85.56/12	-	-	-	84.34/9
Höhe	17.12	-	60.05	-	25.79	-	62.32	-
Dicke	(2.56)	-	31.39	-	5.12	-	37.00	-
Höhlung	-	-	-	70.37/4	-	-	-	69.90/3
Stomata	(2.71)	-	4.44	-	(3.41)	-	5.27	-
Epidermiszellbreite	((2.00))	9.58	9.69	-	(2.70)	-	9.48	-
männliches Aehrchen								
Stellung	-	-	-	42.14/8	-	-	-	40.33/6
Länge	4.11	-	40.97	-	3.78	-	52.51	-
Stiel	13.81	-	24.42	-	13.17	-	32.47	-
Tragblattlänge	((1.64))	23.45	23.92	-	((2.18))	22.91	25.14	-
Tragblattbreite	((2.05))	17.04	18.84	-	((0.98))	21.78	22.42	-
weibliche Aehrchen								
Zahl	5.62	-	46.72	-	5.85	-	57.13	-
Stellung	-	-	-	55.39/4	-	-	-	54.81/3
Form	-	-	-	67.61/12	-	-	-	53.18/9
Länge	3.96	-	93.13	-	7.30	-	100.77	-
Breite	((1.77))	364.19	335.05	-	5.97	-	342.90	-
Stellung obere Schläuche	-	-	-	30.44/12	-	-	-	25.68/9
Stellung mittlere Schläuche ²	-	-	-	-	-	-	-	-
Stellung untere Schläuche ²	-	-	-	-	-	-	-	-
Schlauchlänge (N)	(2.90)	-	402.98	-	12.49	-	414.43	-

¹ abwärts
waagrecht
aufwärts

² keine Tests durchgeführt

Tabelle 5.1.4.: Fortsetzung

Merkmal	fünf Arten				vier Arten (<u>C. "flavella"</u> unt. <u>C. flava</u>)			
	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Fr.gr. (Konting.- tabellen)	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Fr.gr. (Konting.- tabellen)
(weibliche Aehrchen)								
Schnabel (E + F)	7.21	-	389.06	-	13.12	-	478.40	-
(C)	7.63	-	33.54	-	9.84	-	36.00	-
(D)	6.12	-	59.80	-	8.43	-	65.76	-
(E)	((2.08))	12.10	11.98	-	((1.70))	11.76	13.78	-
(F)	(2.76)	-	177.01	-	((1.83))	218.27	226.80	-
Schlauchbreite (H)	(2.55)	-	52.68	-	5.41	-	67.64	-
(I)	((1.79))	38.92	37.07	-	4.48	-	45.84	-
(L)	5.88	-	58.97	-	10.65	-	59.34	-
(M)	6.31	-	76.39	-	7.55	-	101.32	-
Schlauchdicke (O)	((0.66))	34.71	36.21	-	((0.95))	35.32	35.05	-
Schlauchauslauf (D - C)	5.10	-	34.77	-	5.52	-	44.47	-
Schlauchbasis (C / H)	(2.62)	-	9.81	-	((1.40))	7.32	8.05	-
Schnabelborsten	5.27	-	49.47	-	6.23	-	65.90	-

Irrtumswahrscheinlichkeiten:

Zahlen in doppelten Klammern: $P > 5\%$

Zahlen in einfachen Klammern: $5\% \geq P > 1\%$

Zahlen ohne Klammern: $1\% \geq P$

ten im einzelnen die signifikanten Merkmalsunterschiede bestehen, gebe ich anstelle von Konfidenzintervallen die Resultate paarweiser t- und χ^2 -Teste an (Tab. 5.1.5.). Die Analysen mit vier Arten (C. "flavella" unter C. flava) lasse ich hierbei weg. Sie liefern wenig zusätzliche Information.

Die Altersunterschiede und Wechselwirkungen zwischen den Einflüssen "Art" und "Alter" stelle ich aus Platzgründen nicht tabellarisch dar.

Diskussion: Bei Betrachtung der Tabelle 5.1.4. fällt als Erstes auf, dass für jedes untersuchte Merkmal signifikante, meist sogar hochsignifikante Artunterschiede bestehen. Auch die unter A. als möglicherweise art-unabhängig bezeichneten Merkmale zeigen signifikante Artunterschiede. Nun heisst das nicht, dass sich die Arten in einer Bestimmung leicht unterscheiden liessen. Oft trifft es nicht einmal für die Arten zu, welche für die Signifikanzen jeweils "verantwortlich" sind. Der Grund liegt einfach darin, dass sich Verteilungen mit signifikant verschiedenen Mittelwerten so stark überlagern können, dass man ohne Statistik keinen Unterschied sieht.

Tabelle 5.1.5.: Signifikanzen beim paarweisen Vergleich der Arten (BMDP-Programme 3D, 1F)

Merkmal	Vergleich																				Test							
	f	fl	f	l	f	d	f	s	fl	l	fl	d	fl	s	l	d	l	s	d	s								
Blätter																												
Zahl					--		--	--						-		+			--	t								
Länge	++	++	++	++	++	++	++	++	--					-		++		+		t								
Breite		++	++	++		++	++	++	++				++	++	--	--	--		++	t								
Rippen			+	++	++		++	++	+			--				--	--		++	t								
Faltung				--		--		--				-		--				--	++	χ^2								
Ligula	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+		++	++	++	t								
Epidermiszellbreite			+			++		++						++	+		+	++	+	t								
Silikatkörpermaximum					++		+	+	++		++			++		--		+	++	t								
Silikatkörpermodus					++				++		++			++					++	χ^2								
Hochblätter																												
Ausbildung oberstes			±					++		+				++				++	++	χ^2								
Länge oberstes	++	++	++	+			++	++			+	--	--	++	++		-	++	++	t								
Stellung unterstes ¹				--//		++//		++//		--/+		+/+		+/+/+		+/+/-		+/+/-		χ^2								
Stengel																												
Krümmung					--						--					--			++	χ^2								
Höhe	++	++				++	++	++	--	--			+	++	+	++	++	++	++	t								
Dicke		++	++	++			+	++	++	++	--			+	--	--	-		++	t								
Höhlung				--					++		-			++		++	++	++	++	χ^2								
Stomata			--	--					--	--						++	+	++		t								
Epidermiszellbreite		++						--			--						--	-		t								
Σ		7	17	14	23		6	19	16	34		8	21		4	16		7	30		9	24		11	22		10	28
männliches Ährchen																												
Stellung						++		++				++		++		++		++		χ^2								
Länge		+	++			++		+	++		--	-		++		++		++	++	t								
Stiel	++	+		--			++	++	--	--	--	--		++			++	++	++	t								
Tragblattlänge		++			--	--		++			--	--		--	--	--	--	++	++	t								
Tragblattbreite		+			--	--			-		--	--		--	--	--			++	t								
weibliche Ährchen																												
Zahl	++	+	++	++		--		--		++	--	--	--	--	--	--	--	--	--	t								
Stellung				++		++				++		+		-		--	--	--	--	χ^2								
Form		++		++		--		-		+	--		--	--	--	--	--	--	--	χ^2								
Länge	++		+	++		++		+	++		++		++		++	--		++	++	t								
Breite	++			++	++	++	++	++	++		++		++		++		++	++	++	t								
Stellung obere Schläuche						++						+			++		++	+	-	χ^2								
Schlauchlänge (N)		++		++	++	++	++	++	++		++	+	++		++		++	++	++	t								
Schnabel (E + F)		++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	t								
(C)	++	++		+	++	++	++	++	++			+	++		++		++	++		t								
(D)	++	++	++	++	++	++	++	++	++			+	++		++		++	++		t								
(E)		+	++		+	++	++	++	-					++			++	+	++	t								

¹ abwärts/waagrecht/aufwärts

Tabelle 5.1.5.: Fortsetzung

Merkmal	Vergleich																				Test
	f	fl	f	l	f	d	f	s	fl	l	fl	d	fl	s	l	d	l	s	d	s	
(weibliche Aehrchen)																					
(F)	+			++		++	++	++		++		++		++		++		++	+	++	t
Schlauchbreite (H)		+	+	++	++	++	++	++	+		+	++	+	++				++		++	t
(I)		++	++	++	+	++	+	++	++	+	+	+	++					++		++	t
(L)		++		++	++	++	++	++		++	++		++	++	++	+	++				t
(M)			++	++	++	++	++	++	++		++	++	++	++	++		++		++	++	t
Schlauchdicke (O)		++		++		++		++						++				++		++	t
Schlauchauslauf (D - C)		+	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++					++			t
Schlauchbasis (C , H)		++	++	++		++	+			--		--	--			+		--	--	--	t
Schnabelborsten				++	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++		++	++	+		t
Σ	22	50	31	60	28	66	45	75	18	51	19	55	19	75	14	59	17	66	20	63	

Erklärungen:

Pluszeichen geben an, dass die erste Art signifikant höhere Werte erreicht als die zweite, Minuszeichen umgekehrt; links Vergleich der Varianzen, rechts Vergleich der Mittelwerte ("separate variances" beim t-Test) und Unterschiede im χ^2 -Test (aus Kontingenztabellen).

Irrtumswahrscheinlichkeiten: 5 % $\geq P > 1$ % : ein Zeichen

1 % $\geq P$: zwei Zeichen

f = C. flava fl = C. "flavella" l = C. lepidocarpa d = C. demissa s = C. serotina

Σ = Anzahl Zeichen pro Kolonne

Da alle Merkmale signifikante Unterschiede ergeben, muss in jedem Fall eine biologische Erklärung gefunden werden, gleich, ob es Merkmale betrifft, die für eine Bestimmung brauchbar sind oder nicht.

Als erste Ursache können die verschiedenen Umweltseinflüsse an den bevorzugten Standorten der C. flava s.l. -Arten gesehen werden. Wie im nächsten Unterkapitel (5.1.2.) gezeigt wird, trifft dies nur für wenige Merkmale zu. In der Mehrzahl der Fälle liegen genetische Ursachen vor. Dabei kann es sich um selektive Prozesse oder um genetische Zufallsdrift handeln.

Merkmale wie "Stengelhöhe" (Verbreitungsmechanismus), "Blattbreite" (Konkurrenzfähigkeit), allgemeine Größenmerkmale (Verkürzung des Lebenszyklus) haben eine adaptive Bedeutung bei einzelnen Arten der Gruppe im Zusammenhang mit ihren ökologischen Bedürfnissen (vgl. Ueberkap. 3. und 4.). Weitere sind mit bestimmten dieser selektiv bedeutsamen Merkmalen eng korreliert, d.h. werden möglicherweise von den gleichen Genkomplexen

bestimmt (s. unten, D.). Viele Unterschiede, vor allem zwischen den sich näher stehenden Arten und bei Blütenmerkmalen, lassen sich aber anscheinend nicht auf selektive Prozesse allein zurückführen. Verschiedene Gründe sprechen dafür, dass diese Unterschiede weitgehend driftbedingt sind:

1. Genfluss zwischen den Arten wird durch Isolation wirksam eingeschränkt. Wie im nächsten Ueberkapitel (6.) gezeigt wird, handelt es sich hierbei in erster Linie um umweltkontrollierte prä- und postzygotische Isolationsmechanismen.

2. Durch die intensive sexuelle Fortpflanzung der Arten wird die durchschnittliche Generationendauer kurz, und erkennbare driftbedingte Aenderungen treten schon in relativ kleinen Zeitintervallen auf. Besonders deutlich sollte dies bei der Etablierung neutraler Gene sein.

Es wäre denkbar, dass die meisten Signifikanzen nur dank den Unterschieden zwischen den Extremen C. flava und C. serotina zustande kommen. Wie aber ein Blick auf Tabelle 5.1.5. zeigt, unterscheidet sich jedes Artenpaar in mindestens 22 von 43 Merkmalen signifikant auf dem 1 %-Niveau und in jedem Merkmal unterscheiden sich mehrere Artenpaare signifikant auf demselben Niveau. Unter Berücksichtigung der genauen Irrtumswahrscheinlichkeiten (in Tab. 5.1.5. nicht aufgeführt) lässt sich immerhin das oben Ausgeführte noch differenzieren:

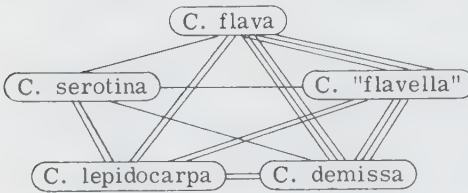
1. Adaptive und grosse Unterschiede bestehen vor allem zwischen C. serotina und den übrigen Arten. Sie hat als extremer r-Stratege im kladistischen Sinne den weitesten evolutiven Weg zurückgelegt.
2. C. flava und C. "flavella" unterscheiden sich deutlicher als erwartet. Bei diesem Paar ist jedoch der Einfluss der Umwelt möglicherweise besonders stark.
3. Driftbedingte Unterschiede findet man am meisten im Dreieck C. flava/C. lepidocarpa/C. demissa.

Abbildung 5.1.3.a. soll die wichtigsten besprochenen Ergebnisse nochmals zusammenfassen. Bemerkenswert ist dabei, dass ohne die Merkmale des Blühbereichs die drei Arten C. flava, C. "flavella" und C. demissa sich gegenseitig am nächsten stehen. Gerade die Blatt- und Stengelmerkmale sind

Abbildung 5.1.3.: Ähnlichkeiten zwischen den Arten der *C. flava* s.l., gemessen an der Anzahl signifikanter Merkmalsunterschiede (vgl. Tab. 5.1.5.)

a. Vergleich der Mittelwerte, Kontingenztabelle

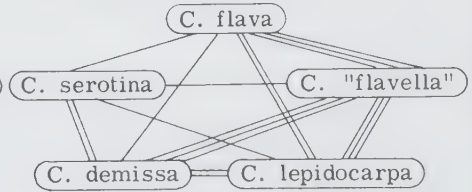
Blätter, Hochblätter, Stengel



Σ (aus Tab. 5.1.5.)

14-20 =====
 21-27 =====
 28-34 =====

alle Merkmale

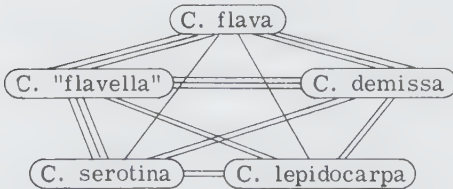


Σ (aus Tab. 5.1.5.)

46-55 =====
 56-65 =====
 66-75 =====

b. Vergleich der Varianzen (nur mit t-Testen untersuchte Merkmale)

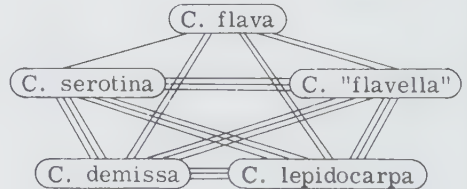
Blätter, Hochblätter, Stengel



Σ (aus Tab. 5.1.5.)

3- 7 =====
 8-12 =====
 13-17 =====

alle Merkmale



Σ (aus Tab. 5.1.5.)

1-20 =====
 21-40 =====
 41-60 =====

ökologisch besonders relevant, und wie in den Ueberkapiteln 3. und 4. weiter dargelegt wurde, drängt sich von diesem Standpunkt her eine Aufteilung in breitblättrige, konkurrenzstärkere und schmalblättrige, konkurrenzschwache (C. lepidocarpa und C. serotina) Arten auf. Unter Mitberücksichtigung der selektiv neutraler erscheinenden Merkmale des Blühbereichs, die dafür umweltkonstanter und klassifikatorisch wertvoller sind, ergibt sich die bekannte Reihenfolge C. flava, C. "flavella", C. lepidocarpa, C. demissa, C. serotina.

Nachdem das Problem C. flava/C. "flavella" schon kurz gestreift wurde, sollen nun die Ergebnisse der Untersuchungen mit vier Arten mit denjenigen der Untersuchungen mit fünf Arten verglichen werden. Es zeigt sich, dass bei Berücksichtigung von vier Arten die Signifikanzen kaum ändern. In Tabelle 5.1.4., wo auch die Resultate der Analysen mit vier Arten dargestellt werden, sind zwar diese durch etwas höhere F-Werte ausgezeichnet. Durch den um 1 geringeren ersten Freiheitsgrad (3 statt 4) ergeben sich aber gerade ungefähr gleiche Irrtumswahrscheinlichkeiten. Es ändert sich also beim Zusammennehmen von C. flava und C. "flavella" praktisch nichts an den Signifikanzen. Dies bedeutet:

1. Die beiden Arten unterscheiden sich untereinander schwächer als gegenüber allen andern und alle andern unter sich. Wäre das nicht der Fall, so ergäbe sich bei der Analyse mit nur vier Arten eine neue Gruppe mit riesiger Varianz und die Signifikanzen müssten sinken.
2. Die beiden unterscheiden sich aber stärker als irgend welche Untergruppen innerhalb der andern Arten. Würden sie eine ebenso einheitliche Gruppe bilden wie diese, hiesse das, dass bei vergrößerter Stichprobe die Varianz von C. flava/C. "flavella" im Rahmen derjenigen von C. flava bliebe. Damit müssten die Signifikanzen wesentlich steigen.

Es scheint somit gerechtfertigt, im folgenden die Analysen mit allen fünf Arten ausführlicher zu besprechen und nur in speziellen Fällen auf die mit vier Arten erhaltenen Ergebnisse einzugehen.

Ich möchte nun noch den Einfluss des Alters der Pflanzen auf die Merkmalsausbildungen und die möglichen Wechselwirkungen diskutieren, denn der Wert

der oben gemachten Feststellungen steht und fällt mit der Alterskonstanz der untersuchten Merkmale.

Von den in Varianzanalysen testbaren Merkmalen zeigen sich nur bei wenigen Altersunterschiede auf dem 5 %-Niveau:

- Blattzahl
- Länge oberstes Hochblatt
- Stengelhöhe
- Stengelstomata
- Tragblattbreite männliches Aehrchen
- Schlauchbreite (H)
- Schlauchdicke (O)
- Schlauchbasis (C/H)

Alterseinflüsse wirken sich jedoch bei diesen Merkmalen in keinem Fall auf die Signifikanzen bei Artunterschieden aus, wie in Zweifachvarianzanalysen (Modell mit Wechselwirkungen, BMDP-Programm 2V) gezeigt werden kann. Sie sind auch weniger ausgeprägt als die Arteinflüsse. Alle Altersveränderungen sind biologisch verständlich. Ältere fertile Pflanzen haben weniger lebende Blätter, längere Stengel mit entsprechend weniger Stomata pro Fläche als jüngere, und mit der Fruchtentwicklung bekommen sie auch breitere, dickere Schläuche mit entsprechend rundlicher Basis. Die Tragblätter im männlichen Aehrchen trocknen mit zunehmendem Alter aus und werden schmaler. (Durch Einweichen kann dies offensichtlich nicht ganz rückgängig gemacht werden.) Die Blätter wachsen wie der Stengel nach der Blütezeit weiter, sterben aber früh ab, so dass nur bei den Hochblättern (welche länger grün bleiben) diese Veränderungen sichtbar werden.

Unter den varianzanalytisch getesteten Merkmalen zeigen auch einige Wechselwirkungen, die auf dem 5 %-Niveau und zum Teil auch auf dem 1 %-Niveau signifikant sind. Typischerweise sind dafür meistens Altersveränderungen bei C. flava verantwortlich. Sie kann eindeutig als kräftigste, "pro-filierteste" Art der Gruppe bezeichnet werden, welche noch am meisten K-Strategie ist und entsprechend den längsten Lebenszyklus hat. Bei allen andern Arten ist ein mehr oder weniger starker Grad von Neotenie sichtbar. Die alten C. flava-Sprosse zeichnen sich durch stark verlängerte Stengel und auch leicht formveränderte Schläuche (Merkmale "(E+F)", "(F)",

"(H)", "(I)" Zunahme; "(L)" Abnahme) aus, bei denen die Breiten- und Dickenzunahme deutlicher ist als bei den andern Arten.

Um Alterseinflüsse und Wechselwirkungen bei den übrigen Merkmalen zu erkennen, benützte ich Kontingenztabellen auf jeder der beiden Altersstufen und verglich mit den χ^2 -Werten bei Gesamttabellen. Dabei konnten nur bei zwei Merkmalen Einflüsse gefunden werden: Das unterste Hochblatt wird erst im Alter zurückgeschlagen (bei C. demissa und C. serotina meistens gar nicht), und das entsprechende gilt für die obersten Schläuche in den weiblichen Aehrchen, die sich ausser bei C. demissa voneinander spreizen.

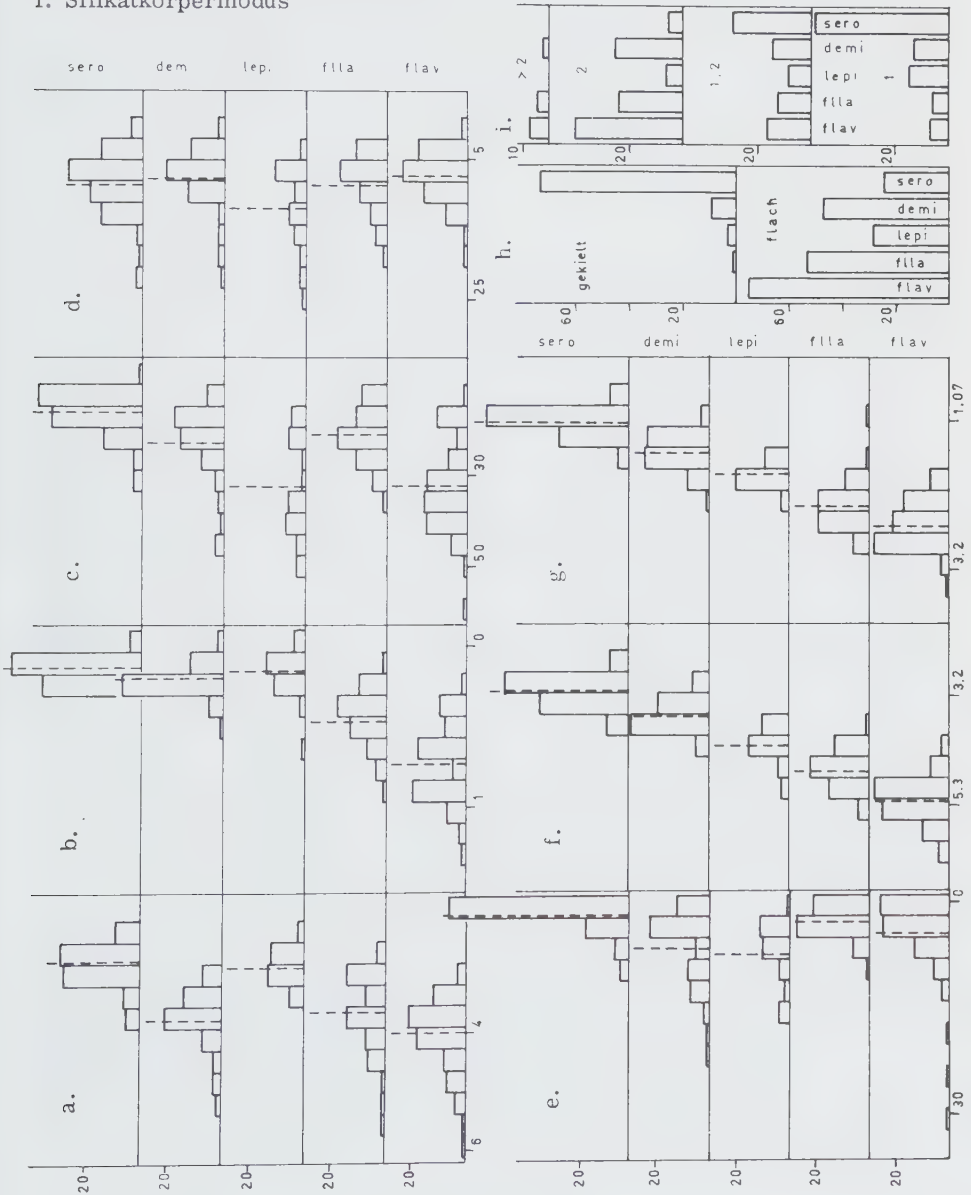
In den Tabellen 5.1.4. und 5.1.5. wurden auch F-Werte und Signifikanzen für die Varianzen angegeben. Obwohl die F-Werte für die Varianzen durchwegs deutlich tiefer liegen als die für den Vergleich der Mittel, zeigen doch die meisten Merkmale auf dem 5 %-Niveau signifikante Unterschiede. Auch diese Signifikanzen müssen biologisch erklärt werden.

Aus Tabelle 5.1.5. und Abbildung 5.1.3.b. wird deutlich, dass die signifikanten Unterschiede in den Merkmalsvarianzen der Arten hauptsächlich auf das Konto von C. flava gehen. Bereits bei der Diskussion der Wechselwirkungen wurde darauf hingewiesen, dass sie die "profilierteste" Art der Gruppe sei, wogegen die andern eine mehr oder weniger stark verkürzte Individualentwicklung zeigen. C. flava ist variabel, weil sich die Merkmale lange ausdifferenzieren können; die andern Arten sind wenig variabel, weil sie neoten sind.

Durch obige Argumentation müssen noch nicht alle Variabilitätsunterschiede erklärt sein. Möglicherweise bestehen auch Zusammenhänge zur Fortpflanzungsbiologie und zu den Standortsbedürfnissen der Arten. Im nächsten Kapitel (5.2.) wird die Hypothese aufgestellt, dass C. flava-Populationen manchmal aus kryptischen Rückkreuzungen bestehen könnten. Bei den untersuchten Populationen der andern Arten ist dies seltener so, und bei denen von C. lepidocarpa kommt es überhaupt nicht vor. Damit liesse sich ein Teil der Variabilitätsunterschiede auf unterschiedlich reichhaltigen Genpool zurückführen. Bei C. "flavella" und C. serotina schränken zusätzlich die restriktiven Standortsbedingungen die Variabilität ein. Für C. "flavella" bedeutet das, dass ihre Neotenie (im Gegensatz zu C. lepidocarpa, C. de-

Abbildung 5.1.4.: Häufigkeitsverteilungen ausgewählter Merkmale für die Arten der C. flava s.l.

a. Blattbreite (mm) b. Ligula (mm) c. Stengelhöhe (cm) d. Stengelstomata (Anzahl/0.16 mm²) e. Stiel männl. Aehrch. (mm) f. Schlauchlänge (mm) g. Schnabel (mm) h. Blattfaltung i. Silikatkörpermodus



Veränderungen aufzutreten. Wie schon in Kapitel 2.2. (S. 32) vermerkt wurde, führte die ständige Ueberbewertung der Stiellänge männlicher Aehrchen als Bestimmungsmerkmal für C. lepidocarpa in der Literatur dazu, dass heute viele Angaben diese Art betreffend (Verbreitung, Standort usw.) als wertlos bezeichnet werden müssen. Das Merkmal ist selbst dann unbrauchbar, wenn man eine Vielzahl von Pflanzen an einem Standort untersucht. Manchmal zeichnen sich nämlich auch ganze C. flava-Populationen durch besonders lang gestielte männliche Aehrchen aus, so z.B. in "Martinis" (Standort 58, Kap. 4.1.).

"Stengelhöhe" und "Stengelstomata" zeigen signifikante Art-, Altersunterschiede und Wechselwirkungen. Da sich der Stengel bei allen Arten postfloral wenigstens noch leicht streckt, nimmt entsprechend die Anzahl Stomata pro Flächeneinheit ab. Daraus kann geschlossen werden, dass beim postfloralen Stengelwachstum Zellstreckungsprozesse eine grosse Rolle spielen. Das postflorale Stengelwachstum ist bei C. flava und C. lepidocarpa viel ausgeprägter als bei den andern drei Arten, was sich in den hochsignifikanten Wechselwirkungen zeigt. Offenbar ging ihm bei den letzteren der verbreitungsbiologische Sinn verloren. Die sehr breite Verteilung der Stengelhöhen bei C. lepidocarpa ist übrigens zusätzlich einigen besonders kleinsüchtigen Exemplaren von "Peist 2" zuzuschreiben. Es handelt sich aber nicht wie bei C. "flavella" um eine Gebirgsrasse, sondern nur um modifikatorische Anpassung (vgl. unten unter C., "C. lepidocarpa").

C. Einzelmerkmale: Populationsunterschiede: Da sich die einzelnen Arten der C. flava s.l. in ihren Merkmalsmittelwerten so deutlich unterscheiden, stellt sich unweigerlich die Frage, ob das nicht ganz allgemein schon für Populationen ein- und derselben Art zutrefte. Die Population ist ja die fortpflanzungsbiologische Einheit, und bei ihr sind Selektion und genetische Zufallsdrift wirksam. Andererseits ist es durchaus möglich, dass zwischen Populationen einer Art über lange Zeitabschnitte doch beträchtlicher Genfluss stattfindet und dadurch Unterschiede verwischt werden. Im folgenden soll versucht werden, die Bedeutung dieser Evolutionsfaktoren für jede Art der C. flava s.l. abzuschätzen. Dabei gehe ich nur

noch auf einige quantitative Merkmale ein (Varianzanalysen, BMDP-Programm 7D), die besonders repräsentativ sind (Tab. 5.1.6.).

Tabelle 5.1.6.: Signifikanzen beim Vergleich der Populationen jeder Art (BMDP-Programm 7D)

Merkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. serotina</u>
Blätter					
Breite	++	++ ¹			++ ¹
Ligula	++	+		++	
Stengel					
Höhe	++ ¹	++	++ ¹	++ ¹	+
Dicke	+	++ ¹		++	++ ¹
Stomata		+	+		++
männliches Aehrchen					
Länge	++ ¹	++	++	++	++ ¹
Stiel		+		++ ¹	++ ¹
Tragblattlänge	++	++	++	+	++ ¹
Tragblattbreite			++		++ ¹
weibliche Aehrchen					
Länge	++ ¹	++	+	++ ¹	++ ¹
Schlauchlänge (N)	+	+	++ ¹	+	++ ¹
Schnabel (E + F)		+	++		++
Schlauchbreite (H)		++ ¹	++	++	+
Schlauchdicke (O)		++ ¹	++		
Schnabelborsten		+	++		++
Populationen					
(vgl. Kap. 4.1.)	Lauterbrunnen 1	Kerns	Peist 2	Rüte 1	Saignelégier 2
	Rüte 2	Peist 1	Breil 2	Mels 1	Breil 2
	Saignelégier 1	Peist 2	Filzbach 1	Mels 2	Wetzikon
	Menzingen	Lauterbrunnen 2		Rehetobel	Amriswil 1
	Amriswil 1	Alt-St. -Johann		Novaggio	Zienschlucht
	Amriswil 2	Nesslau		Amriswil 1	Kreuzlingen 2
	Kreuzlingen 1	Oberägeri		Altstätten	Erlach 1
	Kottwil				Erlach 2
	Schötz				Casliano
	Kaltbrunn				Rammingen

¹ Hier wurde wegen ungleicher Varianzen der F-Wert von Welch benutzt.

Irrtumswahrscheinlichkeiten: + : 5 % > P > 1 %

++ : 1 % > P

Für alle in Tabelle 5.1.6. dargestellten Merkmale sind wenigstens bei je zwei Arten die Populationsmittelwerte innerhalb der Art signifikant verschieden. Und die Populationen aller Arten unterscheiden sich stets in mehr als der Hälfte der Merkmale signifikant. Bei der Erklärung der Populationsunterschiede gelten die gleichen Kriterien wie für Artunterschiede (oben unter B.). Dieselben Ursachen, die die zwischenartliche Variabilität beeinflussen, wirken sich auch auf die innerartliche aus. Wenn Populationen als kleinste evolutive Einheiten betrachtet werden, ist dies ja auch zu erwarten. Es scheinen in der Artengruppe C. flava s.l. auf den Stufen "Art" und "Population" dieselben mikroevolutiven Prinzipien zu gelten.

C. flava: Interessanterweise weist C. flava am wenigsten Variabilität zwischen Populationen auf. Wie lässt sich dies mit der Tatsache vereinen, dass sie die variabelste Art der Gruppe ist? Eine Erklärung dafür wurde bereits unter B. gegeben: Bei C. flava können sich die Merkmale am besten ausdifferenzieren. Ferner wäre es möglich, dass Introgression in der Mehrzahl der Populationen eine Rolle spielt. Beides führt dazu, dass die Variabilität in jeder Einzelpopulation gross ist. Andererseits ist C. flava die häufigste Art der Gruppe in der Schweiz und weist im Gegensatz zu den andern mehr oder weniger zusammenhängende Areale auf. Der Genfluss zwischen ihren Populationen ist im Vergleich zu den andern Arten intensiv. Zusätzlich spielt genetische Zufallsdrift bei ihr die geringste Rolle, da sie die grössten Populationen hat. Die grosse innerartliche Variabilität von C. flava beruht somit auf einer grossen Variabilität innerhalb und nicht zwischen Populationen. Die vorhandenen Populationsunterschiede dürften zudem mehrheitlich umweltbedingt sein: In "Lauterbrunnen 1" wachsen die Pflanzen auf 1500 m Höhe über Meer, in "Saignelégier 1" und "Menzingen" im Schatten und in "Amriswil 1" unter Tritt.

C. "flavella": Im Gegensatz zu C. flava unterscheiden sich die Populationen von C. "flavella" stark. Aber auch hier muss man zuerst an Umweltseinflüsse denken. Die Population von "Kerns" ist hievon am stärksten betroffen: Sie wächst auf fast 2000 m Höhe über Meer in kleinen Schneetälchen und ist zudem während der kurzen Vegetationszeit der Beweidung durch Kühe ausgesetzt. Als Folge davon entstehen Wuchsformen, die man als "Ueber"-C. "flavella" bezeichnen könnte. Weniger stark ausgeprägt gilt

dies auch für die Population von "Lauterbrunnen 2". Dagegen beschränken sich die Unterschiede bei den Pflanzen von "Oberägeri" auf den Bereich der Schlauchmerkmale, welche hier ähnlich wie bei C. lepidocarpa ausgebildet sind. In "Lauterbrunnen 2" wirken sich edaphische und mikroklimatische "Stressfaktoren" aus, in "Oberägeri" scheinen dagegen keine negativen Umweltseinflüsse vorhanden zu sein. Es ist typisch, dass sich gerade Pflanzen von letzterem Standort nur im Blühbereich von Pflanzen anderer Standorte unterscheiden, nicht hingegen in den ökologisch bedeutsamen Merkmalen des vegetativen Bereichs. In diesem Falle handelt es sich wohl um genetische Einflüsse, am ehesten um Zufallsdrift.

Die Tatsache, dass man extreme oder weniger extreme C. "flavella"-Formen findet, weist darauf hin, dass es sich bei ihr nicht um eine eigene Art, sondern, wie schon mehrmals betont, nur um einen Oekotypen von C. flava handelt. Das bestätigt sich auch beim Vergleich von C. flava- und C. "flavella"-Populationen untereinander: Man kann sie ihrer allgemeinen Grösse nach in eine Reihe von der typischen C. flava bis zur typischen C. "flavella" einordnen. Es ist schwer zu beurteilen, welchen Anteil adaptive genetische Veränderungen einerseits und Umweltfaktoren (Wachstumsstörungen) andererseits an der Entstehung der Gebirgsrasse haben.

C. lepidocarpa: Für die Beurteilung der C. "flavella" ist ein Vergleich mit den Verhältnissen bei C. lepidocarpa wertvoll. Leider konnte ich nur von drei Standorten genug Material für eine Untersuchung sammeln. Unter den drei Populationen zeichnet sich diejenige vom hochgelegenen Standort "Peist 2" (1910 m ü. M.) durch allgemeine Kleinwüchsigkeit aus. Fast alle signifikanten Populationsunterschiede können damit erklärt werden. Wie C. "flavella" gegenüber C. flava hat C. lepidocarpa von "Peist 2" gegenüber den andern Populationen der Art nicht nur kleinere Stengel, sondern auch kleinere Schläuche. In Kultur und bei Verpflanzung zeigte sich aber, dass die Pflanzen von "Peist 2" Standortmodifikationen sind und nicht als eigener Oekotyp bezeichnet werden dürfen (Unterkap. 3.1.2., 5.1.3.).

Da zu wenig Material untersucht wurde, kann an dieser Stelle nicht gesagt werden, welche Rolle die starke Isolation zwischen Populationen der in der Schweiz seltensten Art C. lepidocarpa spielt. Grössere driftbedingte Unterschiede könnten durchaus vorkommen.

C. demissa: C. demissa-Populationen unterscheiden sich nach C. flava-Populationen gegenseitig am wenigsten. Nur die Populationen von "Amriswil 1" bzw. "Novaggio" fallen durch kümmerliche bzw. üppige Entwicklung auf. Die schlechte Wuchsleistung in "Amriswil 1" kann auf intensiven Tritteinfluss und eventuell andere ökologische Einwirkungen zurückgeführt werden. Die Pflanzen von "Novaggio" andererseits sind genetisch verschieden von andern C. demissa. Sie bleiben auch in Kultur am grössten. Da sich kein adaptiver Vorteil erkennen lässt, muss genetische Zufallsdrift als Ursache angenommen werden. "Novaggio" (und "Migliaglia") sind meines Wissens die einzigen bekannten Standorte von C. demissa südlich der Alpen. Sie sind gegenüber den andern Standorten der Art deutlich isoliert.

Nördlich der Alpen ist C. demissa möglicherweise die zweithäufigste Art der Gruppe. Allerdings ist ihre Verbreitung noch unbekannt, unter anderem, weil sie oft an ungewohnten Standorten vorkommt. Die geringen Populationsunterschiede deuten jedenfalls darauf hin, dass innerhalb der Art Genfluss häufiger sein muss als bei C. serotina (und wohl noch häufiger als bei C. lepidocarpa). Zuletzt darf nicht unerwähnt bleiben, dass C. demissa vielleicht an der Mehrzahl ihrer Standorte durch Introgression auch Gene mit C. flava austauschen kann.

C. serotina: C. serotina wurde oben als wenig variabel beschrieben. Als Gründe dafür wurden Neotenie, stabilisierende Selektion durch restriktive Umweltbedingungen und geringe Introgression angegeben. Ueberraschenderweise ist nun aber die Variabilität zwischen Populationen bei C. serotina stärker als bei allen andern Arten der Gruppe. Beide Fakten lassen sich nur dadurch erklären, dass die Variabilität innerhalb der Populationen sehr gering sein muss. C. serotina ist zwar nicht selten, tritt aber örtlich und zeitlich nur in isolierten kleinen Populationen auf. Das sind beste Voraussetzungen für rasche driftbedingte Veränderungen des Genbestandes in jeder einzelnen Population.

Schon Davies (1956 b) wies darauf hin, dass das stark zersplitterte Areal von C. serotina in Nordeuropa eine lange unabhängige Entwicklung der einzelnen Populationen ermöglichte. In diesem Sinne versteht sie auch die Entstehung einer Varietät (C. serotina var. cyperoides Marsson) und der Unterart C. serotina subsp. pulchella (von ihr als C. scandinavica bezeichnet).

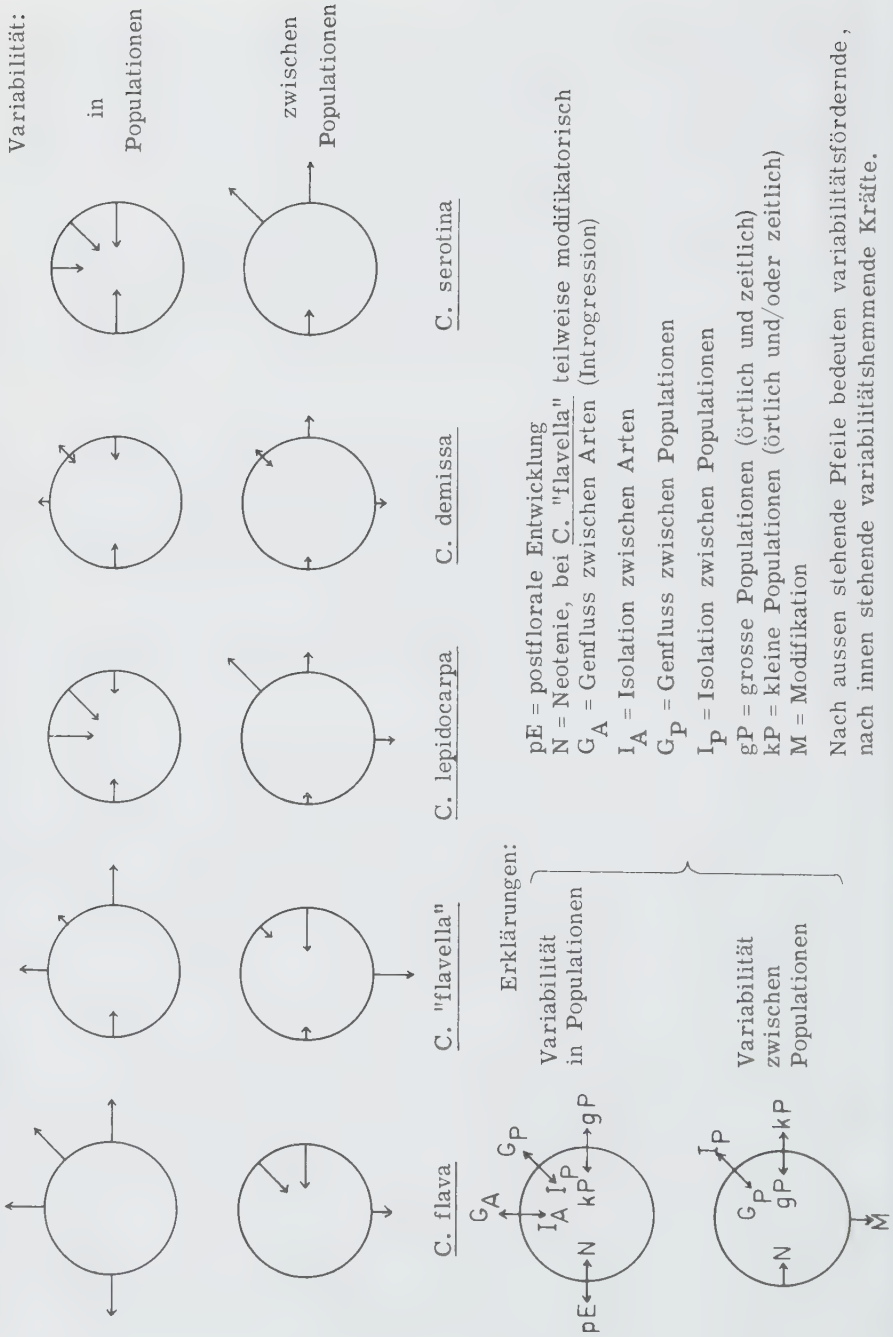
Bei den untersuchten Populationen aus der Schweiz konnte ich aufgrund der jetzt besprochenen Resultate statistischer Analysen ebenfalls eine meiner Meinung nach divergente Entwicklung zwischen den Populationen von C. serotina nachweisen. Sie ist jedoch nicht so weit fortgeschritten, als dass man ohne statistische Hilfsmittel Formen oder gar Varietäten feststellen könnte. Auf dem Wege zu solchen befinden sich anscheinend die Population von "Saignelégier 2", welche etwas kräftigere und grössere Individuen hervorbringt, deren haploider Chromosomensatz von 35 auf 36 erhöht ist, und jene von "Breil 2" und "Erlach 2", deren Individuen in allen Teilen besonders klein sind, aber noch keinesfalls als subsp. pulchella bezeichnet werden dürfen.

Abschliessend lässt sich zu C. serotina folgendes sagen: Variabilitätsvermindernd wirken sich Neotenie und weitgehend fehlende Introgression aus. Dagegen vermögen die Standortsfaktoren die Merkmalsausbildungen nicht so stark zu stabilisieren, wie oben vermutet wurde. Innerhalb bestimmter Grenzen, jenseits derer Individuen nicht mehr angepasst wären, bleibt genügend Spielraum für die Entstehung verschiedener Genotypen durch genetische Zufallsdrift.

Zusammenfassung (A. -C.): Die Variabilität von C. flava s.l. lässt sich entsprechend der Existenz mehrerer Arten gruppieren. Diese Gruppen zeigen verschiedene Formen innerartlicher Variabilität. Der Grund dafür sind verschiedene Populationsstruktur und Umwelteinflüsse. In Abbildung 5.1.5. versuche ich die variabilitätsfördernden und -hemmenden Kräfte zusammenfassend darzustellen. Natürlich kann ich hierbei nur relative Angaben über deren Wirksamkeit machen.

Besonders auffällig bei C. flava s.l. ist die grosse Rolle, die die genetische Zufallsdrift spielt. Bereits auf Seite 201 wurden Gründe für driftbedingte Unterschiede zwischen Arten angegeben, nämlich die Isolation zwischen Arten und intensive sexuelle Fortpflanzung. Für driftbedingte Unterschiede innerhalb der Arten gibt es noch eine weitere Ursache: die Vermehrungsstruktur der Populationen. Die Populationssysteme der C. flava s.l. -Arten bestehen aus zahlreichen Subpopulationen mittlerer bis kleiner Grösse. Solche Systeme unterliegen bekanntlich besonders raschen evolutiven Wandlungen durch das Wechselspiel von genetischer Zufallsdrift und Se-

Abbildung 5.1.5.: Variabilitätsfördernde und -hemmende Kräfte bei C. flava s.l. -Arten



lektion, auch wenn die Umwelt sich nicht verändert. Erst wenn die Subpopulationen sehr klein und selektive Prozesse durch übermässige genetische Zufallsdrift verunmöglicht werden, nimmt die evolutive Divergenz ab. Dies ist bei den Arten der C. flava s.l. nicht der Fall.

Jede der drei Eigenschaften (Isolation, rasche sexuelle Fortpflanzung, kleine Subpopulationen) ist am schwächsten bei C. flava ausgeprägt, welche zwischen K- und r-Strategen steht, am stärksten bei C. serotina, die am meisten dem Einfluss der r-Selektion unterliegt. Von der Theorie her drängt sich die Annahme auf, r-Strategen unterlägen schnelleren driftbedingten Veränderungen des Genbestandes und könnten daher schneller neutrale Gene etablieren als K-Strategen. Die vorliegenden Untersuchungen an C. flava s.l. unterstützen diese Auffassung. Es wäre aber interessant, auch typische K-Strategen aus der Gattung, z.B. Gross-Seggen, in dieser Hinsicht zu untersuchen.

Wenn die genetische Variabilität durch das stete Auftreten und Verschwinden neutraler Gene erklärt werden soll (Kimura (1979)), so müsste man bei K-Strategen eine grosse Variabilität innerhalb der Populationen und eine kleine zwischen Populationen erwarten. Bei r-Strategen müssten dagegen die einzelnen Populationen zu jedem Zeitpunkt einen hohen Anteil verschiedener fixierter Allele haben, was zu grosser Variabilität zwischen und kleiner Variabilität innerhalb der Populationen führen würde. C. flava s.l. zeigt tatsächlich diese Phänomene. Offensichtlich können sie aber ebenso gut selektionistisch durch das Zusammenwirken der dargestellten Evolutionsfaktoren wie neutralistisch erklärt werden. Meiner Meinung nach sollte der Unterschied zwischen den beiden Betrachtungsweisen nicht künstlich hochgespielt werden.

C. flava s.l. ist ein Beispiel dafür, wie bereits auf tiefer taxonomischer Stufe Evolutionsfaktoren in verschiedenem Kräfteverhältnis bei den einzelnen Taxa zusammenwirken können. Diese bemerkenswerte Tatsache zeigt, dass es falsch wäre, Evolution nur aufgrund exemplarischer Untersuchungen verstehen zu wollen, und bestätigt damit den Sinn biosystematischer Forschung.

Exkurs: Clinale Differenzierung: Ich führte zahlreiche schrittweise multiple Regressionen (BMDP-Programm 2R) durch, und zwar für die

einzelnen Arten, für C. flava und C. "flavella" zusammen und für die gesamte Artengruppe. Ich wollte damit Korrelationen morphologischer Merkmale mit Standortsmerkmalen (einzelnen und Kombinationen mehrerer) nachweisen. Ich verzichte auf eine eingehende Diskussion der Resultate, da das verwendete Modell der Regressionsanalyse im vorliegenden Fall nicht ganz angemessen erscheint. Einige dieser Resultate seien jedoch hier als Arbeits-hypothesen formuliert.

Die deutlichsten Merkmalsprogressionen zeigen die C. flava/C. "flavella"-Populationen. Die Mehrzahl der Merkmale ist negativ mit der Meereshöhe und in vereinzelt Fällen positiv mit dem Temperatur- oder negativ mit dem Lichtwert korreliert. Es könnte sich also bei C. flava/C. "flavella" um eine Höhenstufen-Topocline handeln, der ein Klimagradient zugrunde liegt. Damit würden auch die Schwierigkeiten der Grenzziehung zwischen Oekotyp und Stammart verständlich. Die Frage bleibt vorläufig, wie weit die clinale Differenzierung durch Modifikation verstärkt wird.

Bei C. demissa sind die Merkmale häufig negativ mit Feuchte- und pH-Wert korreliert. C. serotina dagegen zeigt bei höherem Feuchtwert und nicht zu geringer Vegetationsdichte üppigeren Wuchs. Im Kapitel 4.2. wurde C. demissa als einzige Art der C. flava-Gruppe mit Tendenz zu trockeneren Böden und als Pflanze saurer Standorte charakterisiert. C. serotina wächst an trockenen Standorten und unter starkem Tritt (geringe Vegetationsdichte) kümmerlich (Kapitel 4.3.). Bei diesen zwei Arten scheinen aber modifikatorische Prozesse allein eine Oekocline vorzutäuschen.

D. Merkmalskomplexe:

Material und Methoden: Schon unter B. und C. wurde manchmal allgemein von Merkmalen des "vegetativen Bereichs", des "Blühbereichs" oder von "Schlauchmerkmalen" gesprochen. Jetzt soll genauer geprüft werden, welche Merkmale miteinander korreliert sind und möglicherweise in einem Faktor zusammengefasst werden könnten. Anhand vieler, mit dem BMDP-Programm 6D produzierter Streudiagramme verschaffte ich mir zunächst einen Ueberblick über paarweise korrelierte Merkmale. Besonders rasch lässt sich auch in Clusteranalysen solche Information gewinnen. Merkmalscluster werden am besten mit den absoluten Korrelationen berechnet (BMDP-Programm 1M).

In Faktoranalysen (BMDP-Programm 4M) wurden dann die Einzelmerkmale durch Linearkombinationen mehrerer korrelierter Merkmale (= Hauptkomponenten) ersetzt (R-Technik). Bei Merkmalstransformationen wurde entweder ein ursprüngliches oder das transformierte weggelassen, damit die Korrelationsmatrix nicht singulär wurde. Die endgültigen Faktoren wurden nach orthogonaler Rotation der Hauptkomponenten mit der Varimax-Methode gewonnen. Ich nenne daher diese Form der Faktoranalyse eine Hauptkomponenten-Faktoranalyse (vgl. auch Kap. 4.2., S. 158-159).

Viele Mathematiker haben gegen eine Hauptkomponentenanalyse nichts einzuwenden, da es sich nur um eine lineare Transformation des durch die Merkmale aufgespannten Vektorraumes handelt, die Dimensionalität also nicht reduziert wird, sofern die Korrelationsmatrix nicht singulär ist, lehnen dagegen die Faktoranalyse ab, da in den meisten (auch publizierten) Fällen die im Faktormodell gemachten Voraussetzungen nicht erfüllt sind (Gower (1966, 1967)). Falls nun in einer Hauptkomponenten-Faktoranalyse alle Hauptkomponenten rotiert werden, so ändert sich die gegenseitige Lage der Objekte im Merkmalsraum natürlich auch nicht. Erst bei Berücksichtigung nur eines Teils aller Hauptkomponenten geht durch die Reduktion der Dimensionalität ein Teil der Variabilität verloren, und dann erst stellt sich die Frage, ob dadurch statistische Annahmen verletzt werden. Der Unterschied zwischen Hauptkomponentenanalyse und Hauptkomponenten-Faktoranalyse ist kleiner als zwischen verschiedenen Methoden der Faktoranalyse (Frane & Hill (1976)). Falls das Faktormodell statistisch getestet werden will, müssen die Faktoren auf andere Weise gewonnen werden (Lawley & Maxwell (1971)), wobei dann auch bestimmte Voraussetzungen gemacht werden, die selten erfüllt sind.

Das vorliegende Datenmaterial stellte sich als geeignet für die Behandlung in Hauptkomponenten-Faktoranalysen dar. Dies zeigte sich darin, dass die gefundenen Faktoren biologischen Sinn ergaben. Die Faktoren sind Kombinationen von Merkmalen mit gekoppelter Vererbung, Entwicklungsphysiologie oder gleicher ökologischer Reaktion. Die Bedeutung dieser Faktoren ist die, dass sich mit wenigen bereits der grösste Teil der Gesamtvariabilität erklären lässt, die Redundanz beseitigt wird, und dass sie weniger mit Stichprobenfehlern behaftet sind als die Einzelmerkmale. Das BMDP-Programm 4M berechnet für jedes Objekt (Individuum) mit der Regressionsmethode alle Faktorwerte, durch die man die Merkmalswerte ersetzen kann. Für einige Faktorpaare liess ich anschliessend Streudiagramme anfertigen (BMDP-Programm 6D).

Streudiagramme: Nur wenige Merkmale, am häufigsten noch die des

Fruchtschlauchs, sind miteinander sehr eng korreliert. Dies gilt für C. flava s.l. als ganze Gruppe wie auch für die Arten im einzelnen. Die Korrelationsmuster der Arten unterscheiden sich untereinander und gegenüber demjenigen der Artengruppe nur geringfügig. Beide Fakten veranschaulichen die Streudiagramme in Abbildung 5.1.6.:

Die Merkmalskombinationen "Blattlänge"/"Blattbreite" und "Länge männliches Aehrchen"/"Schlauchlänge" sind Beispiele für schwache Korrelationen. Ausser bei C. demissa zeigen "Blattbreite" und "Stengeldicke" interessanterweise eine enge Korrelation. Zum Verständnis muss man die grossen Ähnlichkeiten im anatomischen Bau der Organe bedenken (Unterkapitel 5.1.1.3.). Da die Blattbreite ein sehr gutes Bestimmungsmerkmal ist, ist es auch die Stengeldicke. Bei älteren Sprossen mit bereits verdorrten Blättern sollte darauf Rücksicht genommen werden. Eine sehr enge Korrelation zeigen "Schnabel" und "Schlauchlänge" über die ganze Artengruppe. Weil die Werte bei den einzelnen Arten aber tiefer liegen, ist es sinnvoll, in einem Bestimmungsschlüssel beide Merkmale zu verwenden.

Bei der Durchsicht zahlreicher Streudiagramme kam ich zum Schluss, dass es biologisch vertretbar sein müsste, für C. flava sensu latiore Merkmalskomplexe zu suchen, die die oben ("Material und Methoden") beschriebenen Eigenschaften haben. Dies soll im folgenden getan werden.

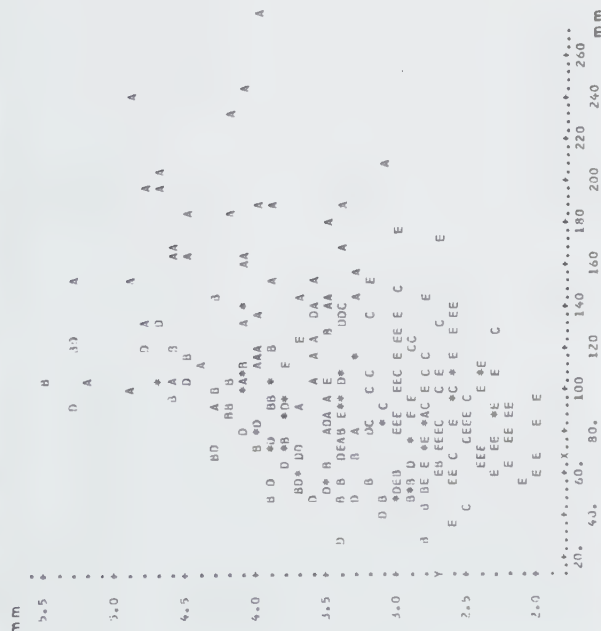
Faktoranalyse: In allen Faktor- und Clusteranalysen für Variablen treten vor allem grosse Merkmalskomplexe im Blühbereich auf. Dafür gibt es zwei Gründe:

1. Merkmale des Blühbereichs sind wenig umweltabhängig. Sie werden anscheinend von den zugrunde liegenden Genen besonders genau vorbestimmt. Dadurch bilden Merkmale mit gekoppelter Vererbung auch phänotypisch leicht erkennbare Komplexe.

2. Der Blühbereich ist in der Merkmalsmenge übervertreten. Durch seinen besonderen taxonomischen Wert (bestdiskriminierende Merkmale) scheint dies aber gerechtfertigt. Trotz der Ähnlichkeit einiger Merkmale wird die Korrelationsmatrix nicht singulär. (Das kommt dann vor, wenn ein Merkmal eine, oder fast eine (Rundungsfehler), Linearkombination anderer Merkmale darstellt -

Abbildung 5.1.6.: Streudiagramme ausgewählter Merkmale der *C. flava* s.l.-Arten (BM DP-Programm 6D)

a. Blattlänge (Abszisse)/Blattbreite (Ordinate)



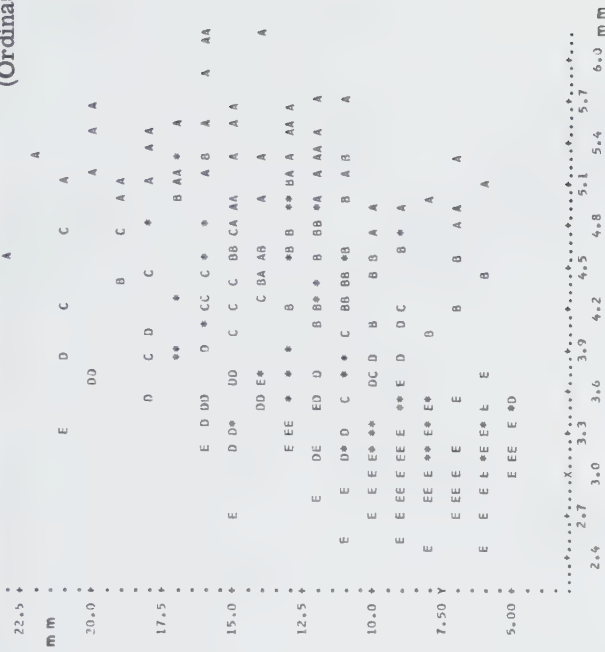
Korrelationskoeffizienten:

A	0.278
B	0.644
C	0.346
D	0.426
E	0.253

C. flava s.l. 0.375

A = *C. flava* B = *C. "flavella"* C = *C. lepidocarpa*

b. Schlauchlänge (N) (Abszisse)/Länge männl. Aehrch. (Ordinate)



Korrelationskoeffizienten:

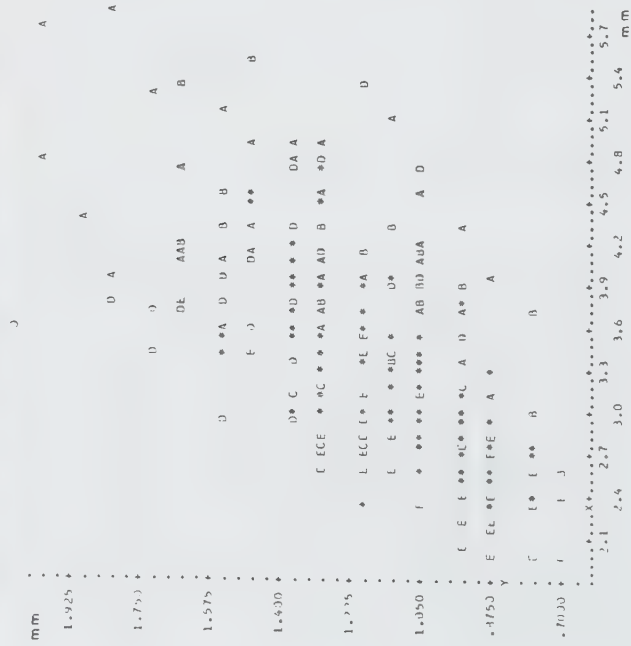
A	0.104
B	0.400
C	0.598
D	0.375
E	0.211

C. flava s.l. 0.518

D = *C. demissa* E = *C. serotina* * = mehrere Arten

Abbildung 5.1.6.: Fortsetzung

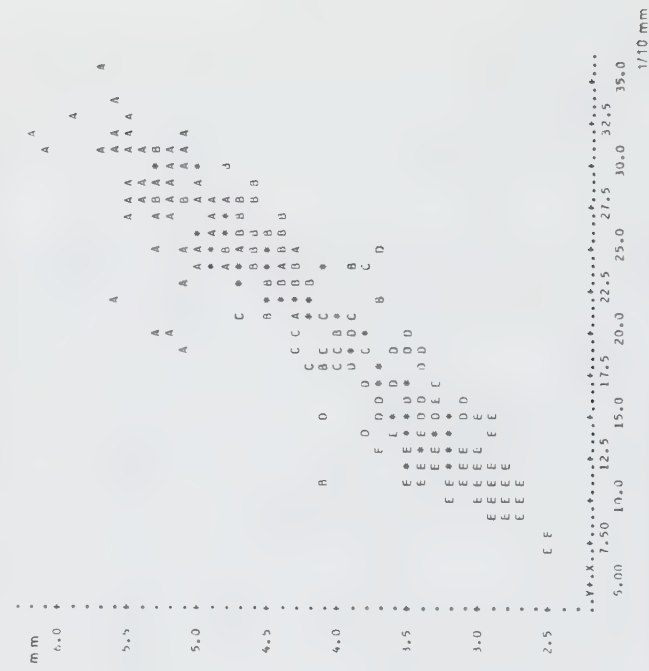
c. Blattbreite (Abszisse)/Stengeldicke (Ordinate)



Korrelationskoeffizienten: A 0.564
B 0.749
C 0.437
D 0.015
E 0.732
F 0.644
G 0.644
H 0.644
I 0.644
J 0.644
K 0.644
L 0.644
M 0.644
N 0.644
O 0.644
P 0.644
Q 0.644
R 0.644
S 0.644
T 0.644
U 0.644
V 0.644
W 0.644
X 0.644
Y 0.644
Z 0.644

A = C. flava B = C. "flavella" C = C. lepidocarpa

d. Schnabel (E + F) (Abszisse)/Schlauchlänge (N) (Ord.)



Korrelationskoeffizienten: A 0.635
B 0.724
C 0.735
D 0.521
E 0.713
F 0.942
G 0.942
H 0.942
I 0.942
J 0.942
K 0.942
L 0.942
M 0.942
N 0.942
O 0.942
P 0.942
Q 0.942
R 0.942
S 0.942
T 0.942
U 0.942
V 0.942
W 0.942
X 0.942
Y 0.942
Z 0.942

D = C. demissa E = C. serotina * = mehrere Arten

etwas, was vor allem Biosystematikern, die ohne Computer arbeiten, gelegentlich passiert.)

Der einzige deutliche Merkmalskomplex im vegetativen Bereich beinhaltet Breitenmerkmale von Blatt und Stengel, während das diagnostisch ebenfalls sehr wertvolle Merkmal "Ligula" immer in Schlauch-Faktoren zu finden ist. Vielleicht handelt es sich hierbei in gewissem Sinne um allgemeine Grössenfaktoren. Während in der zweiten Voruntersuchung erst im 7. Faktor "Höhe" und "Blattlänge" erschienen, gelangen sie nun nämlich ebenfalls in einen der beiden Schlauch-Faktoren.

Wie in der zweiten Voruntersuchung können die beiden ersten Faktoren im Bereich der Schlauchmerkmale und der dritte als Blütenstand-Faktor gefunden werden. Die Schlauchbreitenmerkmale bilden aber diesmal nicht einen deutlichen eigenen Faktor, so dass der zweite Faktor neu von Schnabelmerkmalen bestimmt wird. Breitenmerkmale von Blatt und Stengel kennzeichnen den vierten Faktor. In Tabelle 5.1.7. werden die wichtigsten Ergebnisse einer Faktoranalyse ohne Verwendung der qualitativen Merkmale dargestellt.

Mit wenigen Faktoren wird mehr als die Hälfte der Gesamtvariabilität erfasst. Da die letzten Faktoren Merkmale mit vorwiegend innerartlicher Variabilität zusammenfassen, erklären die ersten Faktoren sogar fast alle zwischenartliche Variabilität. Aufgrund eines Vergleichs aller gemachten Faktoranalysen (auch aus der zweiten Voruntersuchung) lässt sich nun die gesamte Merkmalsmenge stark reduzieren. Man kann drei wichtige Merkmalskomplexe bei C. flava s.l. unterscheiden, von welchen der grösste nochmals unterteilt werden kann:

- | | |
|--|----------------------------|
| 1. Schlauchmerkmale | a. Schlauchlängenmerkmale |
| | b. Schlauchbreitenmerkmale |
| | c. Schnabelmerkmale |
| 2. Blütenstandsmerkmale | |
| 3. Breitenmerkmale von Blatt und Stengel | |

Diese drei Merkmalskomplexe sind untereinander über die fünf Arten bemerkenswerterweise nicht mehr korreliert. Das bedeutet, dass sich die Arten der C. flava s.l. nicht einfach allometrisch auseinanderentwickelt haben und nicht nur verschiedene Varianten mit einem gemeinsamen Formprinzip sind, wie es so häufig in der Literatur impliziert wird. Ausser

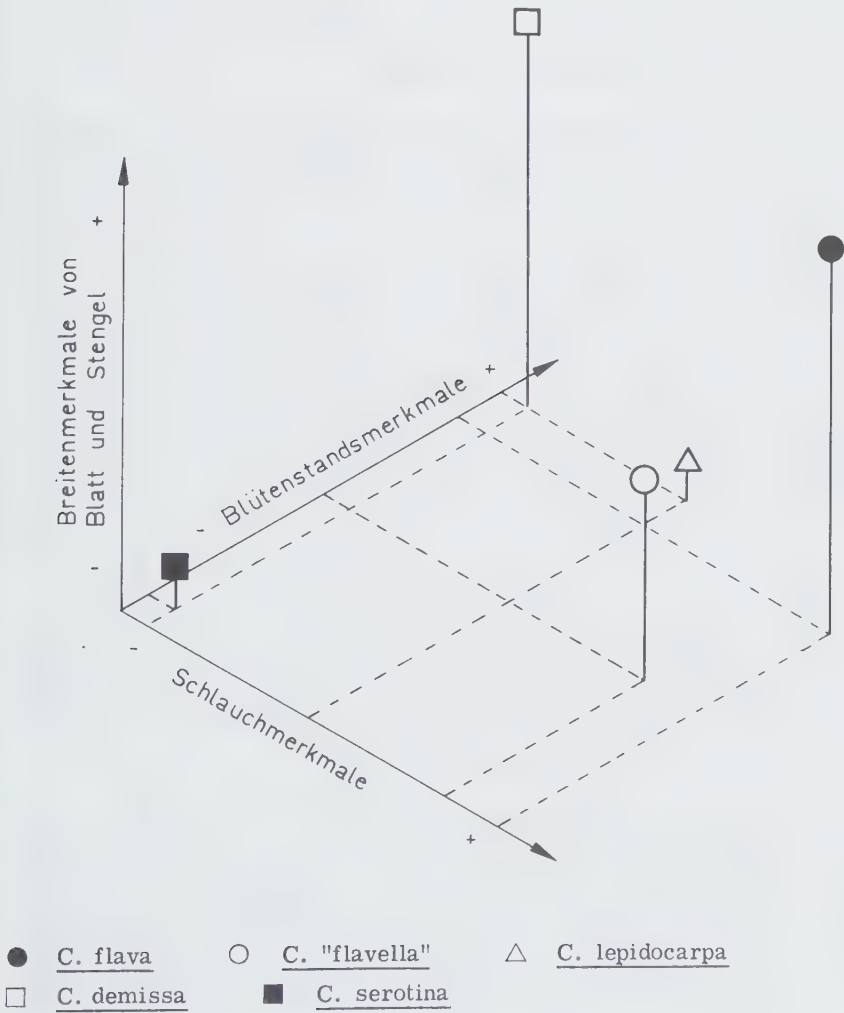
Tabelle 5.1.7.: Merkmalskomplexe bei C. flava s.l.

Merkmal	1. Faktor	2. Faktor	3. Faktor	4. Faktor	Artunterschiede	
	Schlauch- grösse	Schnabel	Blüten- stand	Blatt- und Stengelbreite	positiv ←	negativ → Faktorwerte
(C)	+++				} <u>C. flava</u>	
(L)	+++	+				
(D)	+++	+				
Schlauchlänge (N)	+++	+++				
Breite weibl. Aehrch.	+++	+++				
Blattlänge	++			++	} <u>C. "flavella"</u> <u>C. lepidocarpa</u>	
Länge weibl. Aehrch.	++	++		++		
Stengelhöhe	++		+	+		
Schlauchbreite (H)	++	+	+			
Schnabelborsten		+++				
(M)	+	+++			} <u>C. flava</u> <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. "flavella"</u> <u>C. demissa</u> <u>C. serotina</u>	
Schnabel (E + F)	++	+++				
Ligula	++	+++				
Silikatkörpermaximum		+++				
Stiel männl. Aehrch.			+++		} <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. serotina</u> <u>C. demissa</u> ← <u>C. flava</u> → <u>C. "flavella"</u>	
Zahl weibl. Aehrch.		-	---	+		
Länge oberst. Hochb.		+	+++			
Länge männl. Aehrch.	+		+++			
Blattrippen				+++		
Blattbreite		++		+++	} <u>C. flava</u> <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. demissa</u> <u>C. serotina</u> <u>C. "flavella"</u> - - -	
Stengeldicke				+++		
Stengelstomata						
Schlauchdicke (O)	++		+			
Stengelepidermiszellbr.			-			
Tragb.br. männl. Aehrch.				+		
Blattepidermiszellbr.		+				
Blattzahl						
Tragb.l. männl. Aehrch.			+			
(I)	++	+	+	+		
% Gesamtvariabilität	19.5	15.9	10.8	9.8		

Faktorladungen:	≤ -0.550	---	0.250 bis 0.399	+
	-0.549 bis -0.400	--	0.400 bis 0.549	++
	-0.399 bis -0.250	-	≥ 0.550	+++

C. flava/C. "flavella" müssen alle Arten eigene, gegenseitig verschiedene stammesgeschichtliche Wege zurückgelegt haben. Die Arten als Ganzes werden darum durch die drei Faktoren recht gut charakterisiert, wie Abbildung 5.1.7. zeigt.

Abbildung 5.1.7.: Gesamtvariabilität der Arten von C. flava s.l. reduziert auf drei Merkmalskomplexe; idealisierte Arttypen



E. "Objektive" Klassifikation:

Material und Methoden: Hauptkomponenten(-Faktor)analysen geben die Unterschiede zwischen grösseren Gruppen zuverlässig wieder, verfälschen jedoch die Distanzen zwischen sehr ähnlichen Gruppen oder Einzelindividuen (Rohlf (1968)). Clifford & Williams (1973) beschreiben sie als schwachen Cluster-Techniken vergleichbare Analyse, die dem "Benutzer wenig sagt, was er nicht vorher schon wusste". Für eine feinere Gruppierung bieten sich verschiedene Formen der Clusteranalyse an. Sie können jedoch eine Hauptkomponenten-Faktoranalyse nicht ersetzen, da sie die grossen Gruppen oft schlecht wiedergeben. Damit sind die beiden Techniken als komplementär nebeneinander zu verwenden.

Die OTU's in den Clusteranalysen waren in den einen Fällen 315 individuelle Sprosse von C. flava s.l., in den andern 56 Individuengruppen einheitlich in Art, Herkunft und Alter.

Bei den verwendeten Techniken benützte ich als Amalgamationsregel immer "average linkage" (UPGMA im BMDP-Programm 1M und UPGMC in 2M (Sneath & Sokal (1973))). "Complete linkage" führte zwar in der zweiten Voruntersuchung ebenfalls zu guten Resultaten, gab aber eine schlechtere Repräsentation der grossen Cluster. Die Merkmale wurden meist standardisiert (Normalverteilung mit Mittelwert 0 und Standardabweichung 1), manchmal zusätzlich normiert mit Division durch die "Schlauchlänge (N)", seltener wurde nur letzteres vorgenommen. Die Division durch "(N)" hätte bezwecken sollen, die Wirkung eines eventuell vorhandenen allgemeinen Grössenfaktors, einer Allometrie also, auszuschalten. Dabei wurde dann jeweils das Merkmal "(N)" selbst nicht mehr berücksichtigt. Als Distanzmasse verwendete ich euklidische Distanz und "Manhattan distance" (Sneath & Sokal (1973)) (BMDP-Programm 2M), als Ähnlichkeitsmasse den Korrelationskoeffizienten (BMDP-Programm 1M).

Die häufig gemachten Einwände gegen den Korrelationskoeffizienten, z.B. Mittelwerte und Varianzen der einzelnen Individuen über alle Merkmale zu berechnen, sei sinnlos, sind zwar theoretisch einleuchtend, lassen sich aber empirisch nicht bestätigen. Der Korrelationskoeffizient hat sich in der Praxis im Gegenteil als eines der wertvollsten Ähnlichkeitsmasses herausgestellt, speziell dann, wenn die Datenmatrix quantitative und qualitative Merkmale enthält (z.B. Sneath & Sokal (1973), Leuschner (1974), Bressoud, mündliche Mitteilung (1979)). Die von Eades (1965) konstruierten Beispiele

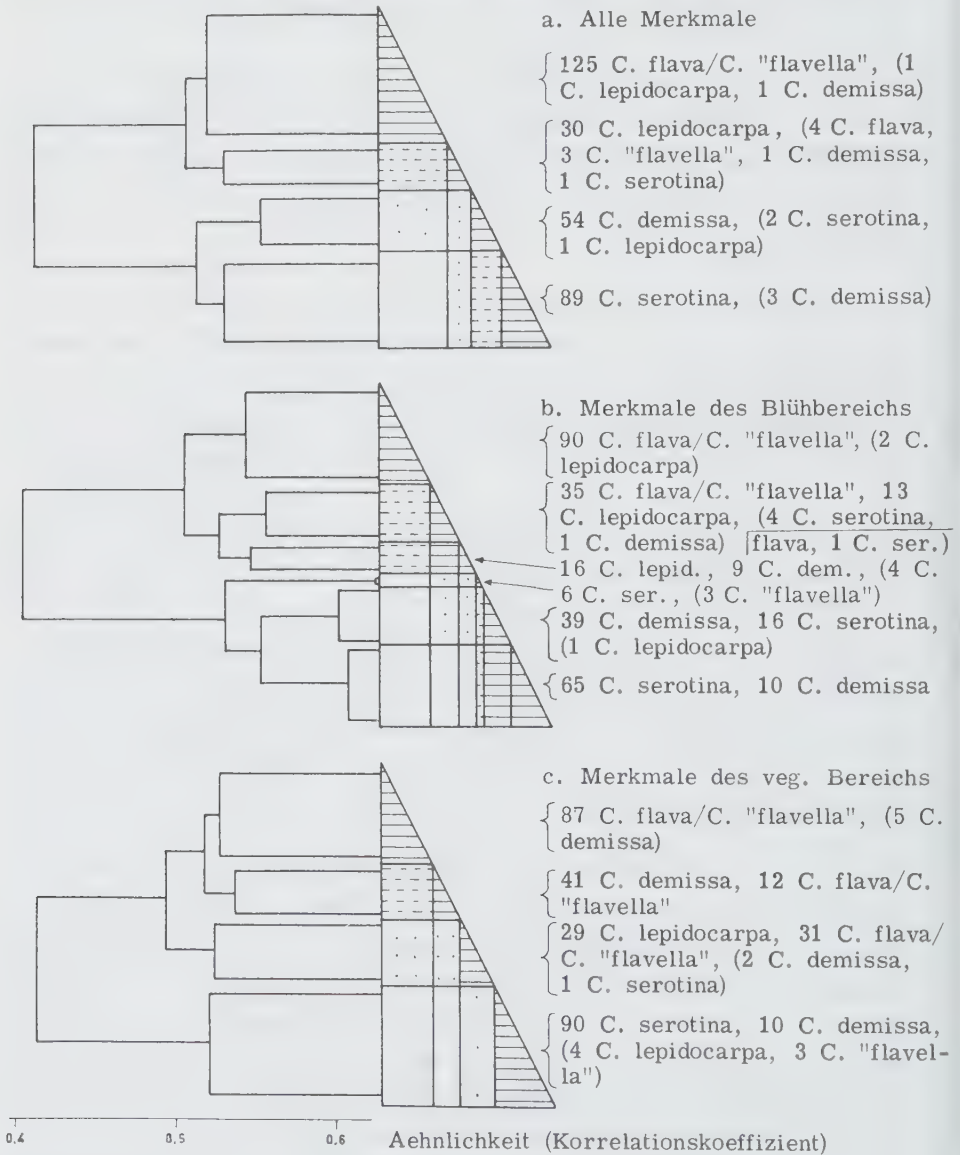
mit 3 OTU's und 8 bzw. 4 Merkmalen, scheinen bis heute die einzigen zu sein, bei denen der Korrelationskoeffizient zu völlig falschen Ergebnissen führt, wobei er selbst schreibt, dass bei grösserer Merkmalsmenge diese Gefahr klein wird.

Einige Clusteranalysen rechnete ich nur mit Teilmengen aller Merkmale, z.B. den quantitativen oder denjenigen des Blühbereichs. Hingegen ersetzte ich die Merkmale nie durch Faktoren oder Hauptkomponenten, da sich dieses Verfahren bei der zweiten Voruntersuchung nicht so gut bewährt hatte wie die übrigen.

Resultate: Alle Clusteranalysen für die Individuen als OTU's liefern sinnvolle Ergebnisse. Je nach Technik können verschiedene klassifikatorische Zusammenhänge besonders deutlich zum Ausdruck gebracht werden. Dendrogramme mit den Distanzmassen geben die kleineren Gruppen gut wieder und die sortierten, schattierten Distanzmatrizen zeigen starke Helligkeitsunterschiede. Der Korrelationskoeffizient ermöglicht umgekehrt Dendrogramme mit besseren Art-Clustern, dafür sind die feineren Cluster weniger deutlich und die sortierten, schattierten Ähnlichkeitsmatrizen weisen schwächere Helligkeitsunterschiede auf. Solche Verhältnisse sind zu erwarten, denn Distanzmasse betonen allgemeine Grössenunterschiede, Winkelmasse (was der Korrelationskoeffizient nach der Merkmalsstandardisierung ist) Formunterschiede. Grössenunterschiede kennzeichnen häufig tiefste taxonomische Einheiten (Varietäten, Formen), Formunterschiede treten vor allem ab Artstufe und höher auf.

Mit der "objektiven" Klassifikation wollte ich in erster Linie die Existenz von morphologisch unterscheidbaren Arten nachweisen. Darum stelle ich entsprechend den einleitenden Bemerkungen die Resultate der Clusteranalysen mit dem Korrelationskoeffizienten als Ähnlichkeitsmass am ausführlichsten dar (Abbildung 5.1.8.). Deutlich können vier Arten unterschieden werden. C. flava und C. "flavella" bilden einen Cluster. Unter Verwendung aller Merkmale (Abb. 5.1.8.a.) werden nur 5 % der Individuen anders klassiert als mit konventionellen Bestimmungsmethoden. Es sind Pflanzen, die vielleicht fälschlicherweise als reine Arten bestimmt wurden. In einem Teil der Fälle zumindest könnte es sich um Rückkreuzungen handeln. In den Abbildungen 5.1.8.a. und b. sind die Cluster gleich angeordnet. Die Ge-

Abbildung 5.1.8.: Gruppierung von 315 Individuen (OTU's) der C. flava s.l. mit Clusteranalysen (BMDF-Programm 1M)



Erklärungen:

Dendrogramme mit Hauptästen links, Mitte vereinfachte sortierte, schattierte Ähnlichkeitsmatrizen, rechts Anzahl Sprosse der verschiedenen Arten pro Cluster; Ähnlichkeit: > > > >

samt-Klassifikation stimmt also mit der nur auf Merkmalen des Blühbereichs beruhenden überein. Es ergibt sich die Reihenfolge C. flava/C. "flavella", C. lepidocarpa, C. demissa, C. serotina. In einer Klassifikation mit den vegetativen Merkmalen allein tauschen C. lepidocarpa und C. demissa die Plätze. Diese Klassifikation kann in gewissem Sinne als eine ökologische betrachtet werden (vgl. S. 203).

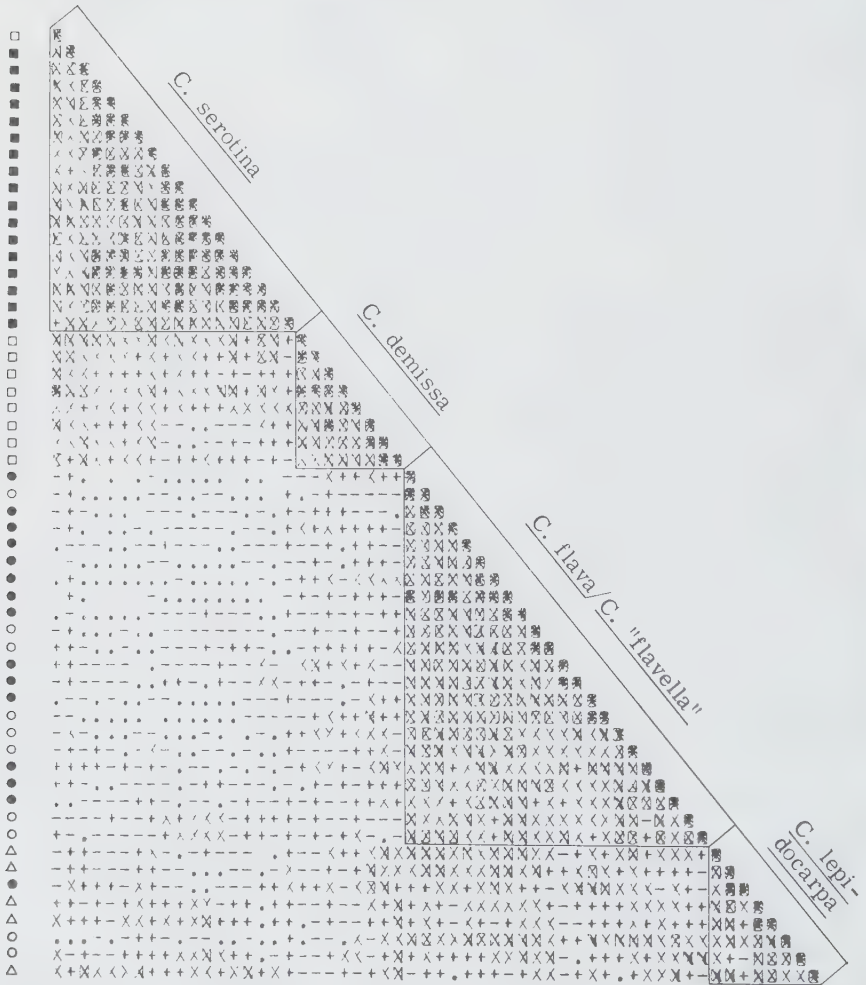
C. serotina bildet die kompaktesten Cluster, zeigt am wenigsten Variabilität. Sie ist in jeder Analyse deutlich von C. flava/C. "flavella" getrennt. Zwischen den beiden Extremen vermitteln C. lepidocarpa und C. demissa. Sie liegen aber nicht auf der Achse, die die Ellipsoide von C. flava/C. "flavella" und von C. serotina verbindet. Damit wird bestätigt, dass jede Art eine eigene, unabhängige evolutive Entwicklung hinter sich hat (S. 223).

C. flava und C. "flavella" gehören zu einer Art. Sie bilden in den Clusteranalysen ausnahmslos gemeinsame Gruppen, denn OTU's, die sich nur durch clinale Differenzierung unterscheiden, "verkettet" miteinander. Bei Verwendung der euklidischen und der "Manhattan distance" verkettet sich oft auch noch C. lepidocarpa mit C. flava/C. "flavella". Bemerkenswert ist vor allem die Tatsache, dass bei der Normierungsmethode "Standardisierung und Division durch "(N)"" alle drei Arten einen sehr dichten Cluster bilden. Mit der Division kann also in diesem Cluster ein allgemeiner Grössenfaktor ausgeschaltet werden und damit eine Allometrie (vor allem C. flava/C. "flavella" betreffend) aufgedeckt werden. Da sie sich aber nicht auf alle Arten erstreckt - C. demissa und C. serotina sind grössen- und formverschieden gegenüber den andern -, und da sie relativ schwach ist, ist die Normierungsmethode mit Standardisierung allein gewöhnlich vorzuziehen. (Wenn "(N)" nicht ein allgemeiner Grössenfaktor ist und damit normiert wird, erhält das Merkmal zuviel Gewicht.)

In den Clusteranalysen mit Individuengruppen als OTU's - es wurde jeweils über alle Individuen gleicher Art, Herkunft, Alters gemittelt - werden dieselben klassifikatorischen Zusammenhänge wie oben, nur noch deutlicher, aufgedeckt. Die Abbildung 5.1.9. soll dies illustrieren. Als kritische Individuengruppe muss die von "Regensdorf" bezeichnet werden. Sie nimmt immer eine Sonderstellung ein. Unter Berücksichtigung der speziellen Gegeben-

Abbildung 5.1.9.: Gruppierung von 56 Individuengruppen (OTU's) der *C. flava* s.l. mit Clusteranalysen (BMDP-Programme 1M, 2M)

a. Sortierte, schattierte Aehnlichkeitsmatrix (Korrelationskoeffizient, Merkmale standardisiert)

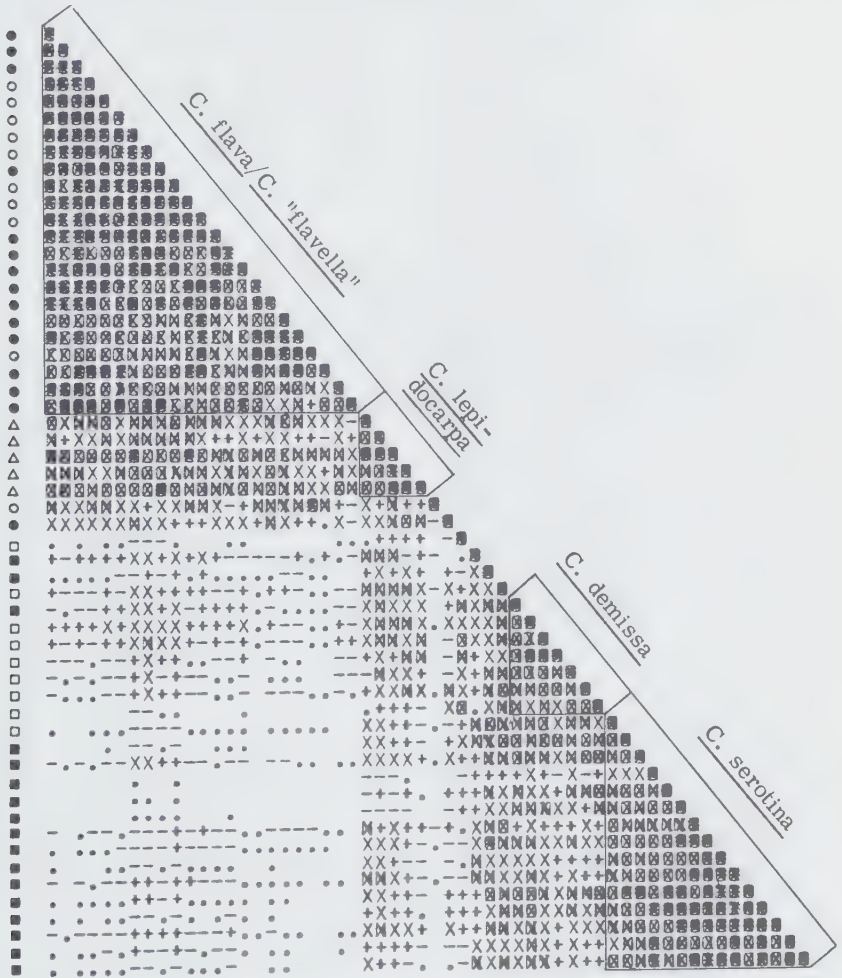


THE MATRIX ENTRIES HAVE BEEN PRINTED ABOVE IN SHADED FORM
ACCORDING TO THE FOLLOWING SCHEME

	LESS THAN OR EQUAL TO	-0.590
-	TO AND INCLUDING	-0.393
+	TO AND INCLUDING	-0.197
X	TO AND INCLUDING	0.0
■	TO AND INCLUDING	0.197
■	TO AND INCLUDING	0.393
■	TO AND INCLUDING	0.590
■	GREATER THAN	0.590

Abbildung 5.1.9.: Fortsetzung

- b. Sortierte, schattierte Distanzmatrix ("Manhattan distance", nur quantitative Merkmale verwendet, diese dividiert durch "Schlauchlänge (N)" und standardisiert)

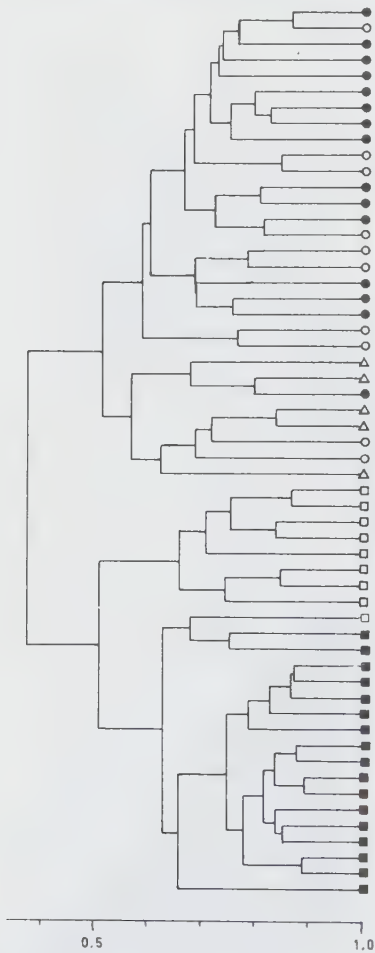


THE DISTANCES HAVE BEEN REPRESENTED ABOVE IN SHADED FORM ACCORDING TO THE FOLLOWING SCHEME

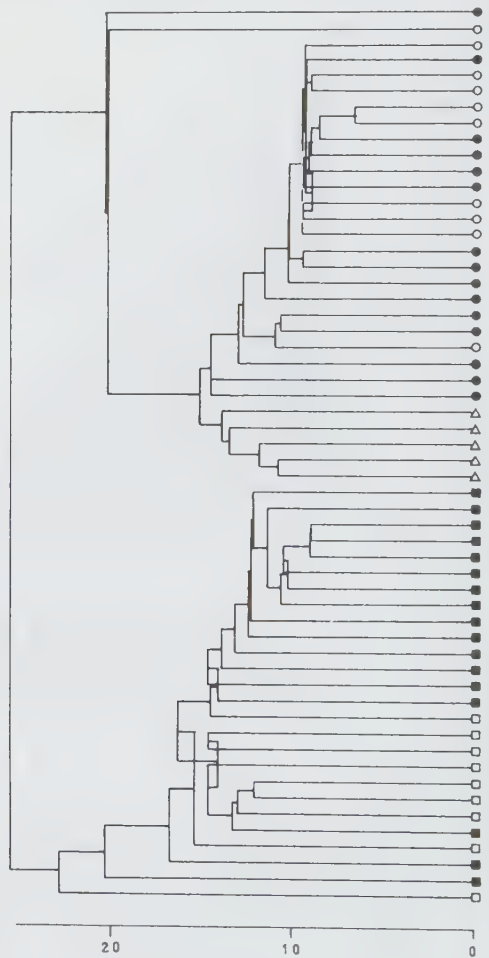
■	FROM	14.107	LESS THAN	14.107
■	FROM	17.899	TO	17.899
■	FROM	21.236	TO	21.236
■	FROM	24.573	TO	24.573
■	FROM	28.062	TO	28.062
■	FROM	31.247	TO	31.247
■	FROM		TO	35.040
■			GREATER THAN	35.040

Abbildung 5.1.9.: Fortsetzung

c. Dendrogramm mit dem Korrelationskoeffizienten



d. Dendrogramm mit der "Manhattan distance"



Korrelationskoeffizient

"Manhattan distance"

Erklärungen:

Die Abbildungen a. und c. bzw. b. und d. zeigen die Resultate ein und derselben Untersuchung. Die OTU's wurden aber für die Dendrogrammdarstellung permutiert.

- C. flava ○ C. "flavella" △ C. lepidocarpa □ C. demissa
■ C. serotina

heiten am Standort muss es als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass hier Introgression von C. x xanthocarpa vorliegt.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Clusteranalysen in Kombination mit den Hauptkomponenten-Faktoranalysen Klarheit in die taxonomische Struktur der C. flava s.l. bringen:

1. Es können vier Arten unterschieden werden.
2. C. flava/C. "flavella" ist eine Art.
3. Die vier Arten sind keine blossen Allometrien, sondern grössen- und formverschieden.
4. Allgemein und mit Merkmalen des Blühbereiches ergeben sich die zwei "taxonomischen" Gruppen C. flava/C. "flavella"/C. lepidocarpa und C. demissa/C. serotina. Mit den vegetativen Merkmalen können dagegen die zwei "ökologischen" Gruppen C. flava/C. "flavella"/C. demissa und C. lepidocarpa/C. serotina gebildet werden.

Die "objektive" Klassifikation bestätigt die in der vorliegenden Arbeit verwendete mehr intuitive, "subjektive", konventionelle Klassifikation als die richtige und deckt zusätzlich die verwandtschaftlichen Zusammenhänge in der Artengruppe auf. Damit leistet sie einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der Evolution von C. flava s.l.

F. "Subjektive" Klassifikation:

Material und Methoden: Mit dem BMDP-Programm 7M werden Klassifikationsfunktionen berechnet, die die a priori vorgenommene Zuordnung der Individuen zu bestimmten Arten möglichst gut approximieren. Je weniger Individuen in einer solchen Diskriminanzanalyse die Artzugehörigkeit wechseln, desto sicherer ist die "subjektive" Klassifikation nicht zufällig. Die Diskriminanzanalyse eignet sich auch als Ordinationsmethode, indem sie die Ellipsoide, welche die Arten im Merkmalsraum bilden, in Zentroide überführt und auf die bestdiskriminierende Ebene projiziert. Dabei muss man aber stets im Auge behalten, dass die Dimensionalität des Merkmalsraumes so reduziert wird, dass zwischenartliche Variabilität maximiert und innerartliche Variabilität minimisiert werden.

Ich führte schrittweise Diskriminanzanalysen für fünf Arten und für vier

Arten (C. "flavella" unter C. flava) unter Verwendung aller Merkmale durch, ferner mit drei Merkmalsteilmengen, nämlich allen quantitativen, den quantitativen des Blühbereichs und den quantitativen des vegetativen Bereichs allein. Es wurden nie mehr als 20 Diskriminanzschritte zugelassen. Meist brach das Diskriminanzverfahren aber schon vorher ab, weil das Kriterium "F-to-enter = 4, F-to-remove = 3.99" des Programms von keinen weiteren Variablen (Merkmalen) mehr erfüllt wurde.

Resultate: Die wichtigsten Resultate sind in den Abbildungen 5.1.10. und 5.1.11. dargestellt. Es können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Auch mit Diskriminanzanalysen lassen sich C. flava und C. "flavella" nur unvollständig trennen. Immerhin können aber bis zu 86 % der Individuen dieser Arten richtig zugeordnet werden. Das bedeutet, dass ein geringer Unterschied zwischen ihnen besteht. Die richtige Bezeichnung für das Taxon C. "flavella" ist meiner Meinung nach C. flava var. alpina.
2. Ein sehr hoher Prozentsatz der Individuen der vier Arten C. flava/C. "flavella", C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina wird bei Zulassung aller quantitativen Merkmale nach 15 Diskriminanzschritten richtig zugeordnet.
3. Mit Merkmalen des Blühbereichs allein kann ein etwas höherer Anteil aller Individuen richtig bestimmt werden als mit Merkmalen des vegetativen Bereichs allein. Für eine sichere Bestimmung muss man aber beide Bereiche berücksichtigen.
4. Die Tatsache, dass C. lepidocarpa im Blühbereich C. flava/C. "flavella", im vegetativen Bereich C. serotina nahesteht, und dass es sich mit C. demissa genau umgekehrt verhält, wird mit allen Konsequenzen, die daraus bereits gezogen wurden, auch in Diskriminanzanalysen bestätigt.
5. Als beste Bestimmungsmerkmale können folgende gelten:
Schlauchlänge (N), Schnabel (E + F), Ligula, Blattbreite.

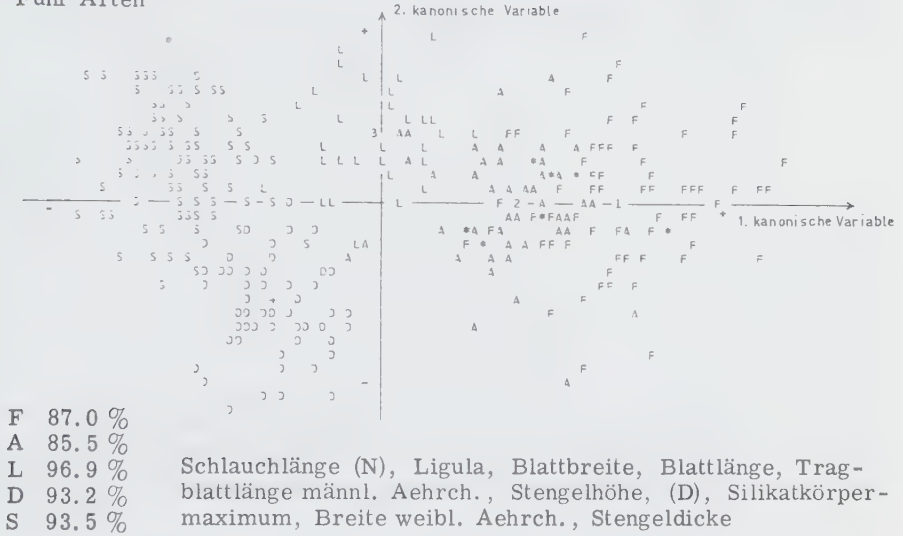
Erklärungen zu Abbildung 5.1.10.:

F = C. flava (/ C. "flavella" in b.) A = C. "flavella" L = C. lepidocarpa
D = C. demissa S = C. serotina * = mehrere Arten Zahlen = Mittelpunkte

Angegeben ist der %-Anteil "richtig" bestimmter Sprosse ("jackknifed classification"), daneben die Diskriminanzschritte.

Abbildung 5.1.10.: Diskriminanzanalysen mit allen quantitativen Merkmalen (BMDP-Programm 7M)

a. Fünf Arten



b. Vier Arten (C. "flavella" unter C. flava)

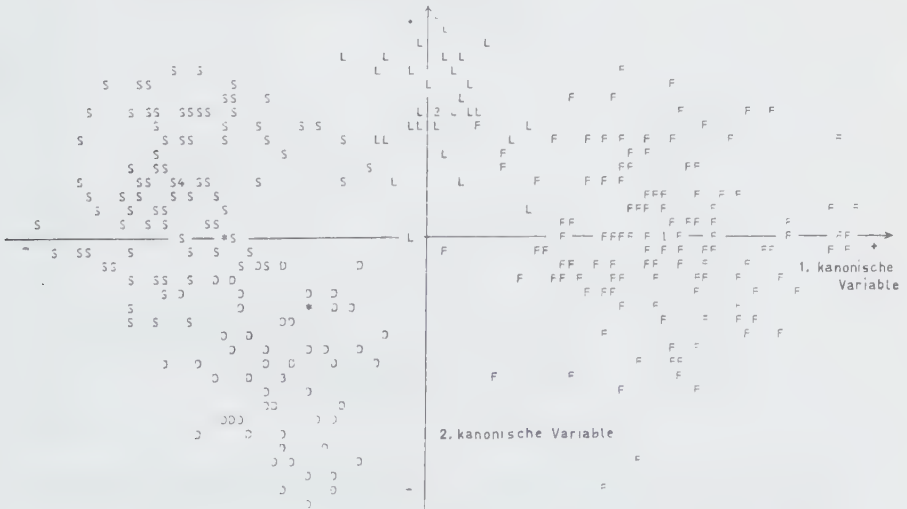
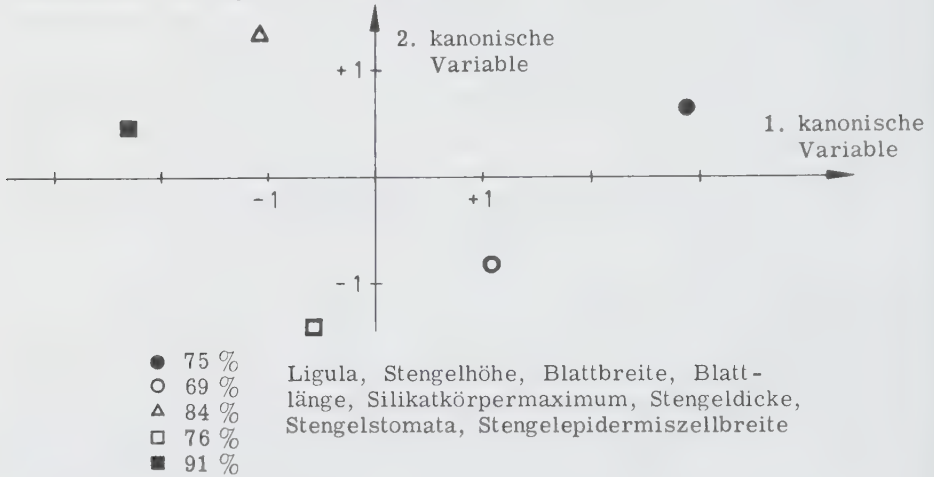
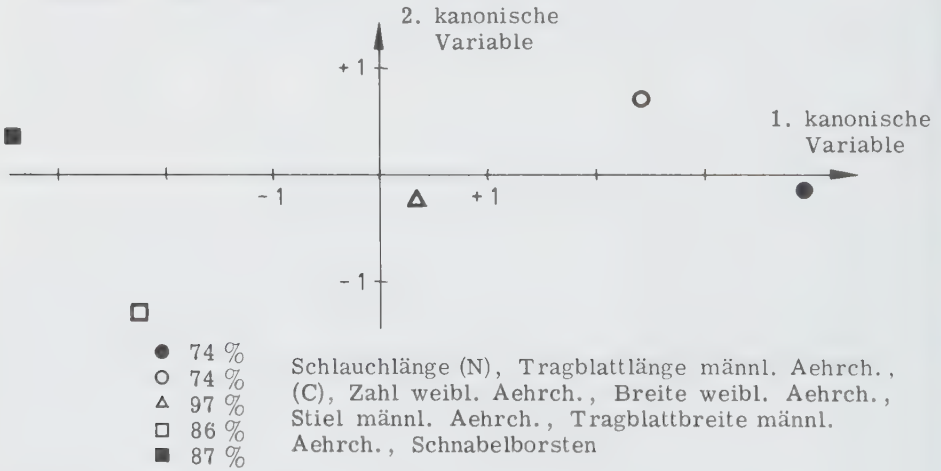


Abbildung 5.1.11.: Diskriminanzanalysen für fünf Arten mit Teilmengen aller quantitativen Merkmale (BMDP-Programm 7M)

a. Merkmale des vegetativen Bereichs



b. Merkmale des Blühbereichs



Erklärungen:

- C. flava ○ C. "flavella" △ C. lepidocarpa □ C. demissa
■ C. serotina , Mittelpunkte der Zentroide

Angegeben ist der %-Anteil "richtig" bestimmter Sprosse ("jackknifed classification") nach 8 Diskriminanzschritten. Die Diskriminanzschritte sind daneben aufgeführt.

Die guten Resultate der Diskriminanzanalysen zeigen, dass es möglich ist, die vier Arten der C. flava s.l. aufgrund morphologischer Merkmale mit grosser Sicherheit zu bestimmen. Die Varietät alpina (C. "flavella") kann aber beim untersuchten Material höchstens in vier von fünf Fällen von C. flava unterschieden werden.

5.1.1.2. Morphologie vegetativer Sprosse

Material und Methoden:

Ich untersuchte insgesamt 131 vegetative Sprosse der reinen Arten morphologisch. Die 7 codierten Merkmale sind in Tabelle 5.1.8. erklärt. Die in diesem Unterkapitel verwendeten Methoden der Datenanalyse wurden alle- samt bereits im vorangegangenen Unterkapitel (5.1.1.1. "Morphologie fer- tilen Sprosse") erklärt, so dass ich mich auf eine kurze Diskussion der Resultate beschränken kann. Wegen der kleinen Merkmalsmenge untersuchte ich nur die Einzelmerkmale, und nur die quantitativen genau.

Tabelle 5.1.8.: Codierte Merkmale vegetativer Sprosse von C. flava s.l.

Merkmal und Definition		Zustand ¹	Vergrösserungs- faktor	Codierung
Blattkrümmung		-	1	0 = gerade 1 = schwach n. a. g. 2 = stark nach aussen gebogen
Blattzahl	Anzahl lebender Blätter	-	1	Anzahl
Blattlänge	Abstand Boden - oberste Blattspitze	-	1	mm
Blattbreite	maximale Breite	+	12.5	Einheiten Okularmikrometer
Blattrippen	von unten sichtbare	+	12.5	Anzahl
Blattfaltung		+	1, 12.5	0 = flach 1 = rinnig
Ligula	maximale Saumlänge blattseitig	+	12.5	Einheiten Okularmikrometer

¹ - trocken + eingeweicht

Resultate:

Die Resultate von Varianzanalysen und t-Testen sind in den Tabellen 5.1.9.-11. zusammengefasst, die den Tabellen 5.1.4.-6. im letzten Unter- kapitel entsprechen. Die vegetativen Sprosse von C. flava s.l. zeigen die gleichen Formen zwischenartlicher und innerartlicher Variabilität wie die fertilen Sprosse, nur weniger ausgeprägt. Die Bestimmung vegetativer Sprosse ist also möglich, wenn nicht ungeeignetes Material - z.B. Sprosse,

die im Wasser wuchsen, die erst im Herbst gesammelt wurden oder die unter starkem Tritteinfluss standen - vorliegt. Die Pflanzen lassen sich leicht in die zwei Gruppen C. flava/C. "flavella"/C. demissa und C. lepidocarpa/C. serotina einordnen, die auch bei Verwendung der vegetativen Merkmale fertiler Sprosse gebildet werden können. Bei der weiteren Unterteilung müssen die qualitativen Merkmale "Blattkrümmung" und "Blattfaltung" berücksichtigt werden. C. demissa hat im Gegensatz zu C. flava/C. "flavella"

Tabelle 5.1.9.: F-Werte für den Vergleich der Arten (BMDP-Programm 7D)

Merkmal	fünf Arten		vier Arten (<u>C. "flavella"</u> unt. <u>C. flava</u>)	
	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)
Blattzahl	((2.24))	((1.98))	(2.84)	((1.36))
Blattlänge	10.02	37.07	21.95	31.39
Blattbreite	(2.54)	34.75	(3.82)	35.74
Blattrippen	((2.06))	15.92	4.82	14.51
Ligula	11.44	37.12	16.04	46.73

Irrtumswahrscheinlichkeiten:

Zahlen in doppelten Klammern: $P > 5 \%$

Zahlen in einfachen Klammern: $5 \% \geq P > 1 \%$

Zahlen ohne Klammern: $1 \% \geq P$

Tabelle 5.1.10.: Signifikanzen beim paarweisen Vergleich der Arten (BMDP-Programm 3D)

Merkmal	Vergleich																			
	f	fl	f	l	f	d	f	s	fl	l	fl	d	fl	s	l	d	l	s	d	s
Blattzahl			-									-								
Blattlänge		++		++	+	++		++	++				+				++	++	++	++
Blattbreite		++		++				+	++			--		+	-	--		++	++	++
Blattrippen		++		++				++				--			-	--		+	+	++
Ligula		+	++	++	++	++	++	++	++	++	++			+	++	--	--	--	--	++

Erklärungen:

Pluszeichen geben an, dass die erste Art signifikant höhere Werte erreicht als die zweite, Minuszeichen umgekehrt; links Vergleich der Varianzen, rechts Vergleich der Mittelwerte ("separate variances").

Irrtumswahrscheinlichkeiten: $5 \% \geq P > 1 \%$: ein Zeichen

$1 \% \geq P$: zwei Zeichen

f = C. flava fl = C. "flavella" l = C. lepidocarpa d = C. demissa s = C. serotina

Tabelle 5.1.11.: Signifikanzen beim Vergleich der Populationen jeder Art (BMDP-Programm 7D)

Merkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. flava + C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. serotina</u>
Blattzahl			++		+
Blattlänge	++	++	++ ¹	+ ¹	
Blattbreite		++	++ ¹	+	++
Blattrippen		++			
Ligula	+	+			
Populationen (vgl. Kap. 4.1.)	Saignelégier 1 Menzingen Burgäschli Zürich Regensdorf Filzbach 2 Kaltbrunn	} + {Peist 1 Alt-St. -Johann	Peist 2 Breil 2 Filzbach 1	Rüte 1 Mels 1 Rehetobel Novaggio	Saignelégier 2 Breil 2 Wetzikon Kreuzlingen 2 Erlach 2 Benken 1 Casiano

¹ Hier wurde wegen ungleicher Gruppenvarianzen der F-Wert von Welch benutzt.

Irrtumswahrscheinlichkeiten: + : 5 % $\geq$ P > 1 %
 ++ : 1 % $\geq$ P

häufig stark nach aussen gebogene Blätter, so dass fast eine Rosettenform entsteht. C. serotina unterscheidet sich von C. lepidocarpa durch ihre rinnigen Blätter; bei C. lepidocarpa sind die Blätter meistens flach.

Die zwei untersuchten C. "flavella"-Populationen unterscheiden sich recht deutlich von C. flava. Sie sind in allen Teilen kleiner. In Regressionsanalysen lässt sich aber wiederum nachweisen, dass es sich um eine Höhenstufen-Topocline handelt, sind doch die Merkmale "Blattlänge" und "Blatbreite" über C. flava/C. "flavella" eng mit der Meereshöhe korreliert. Bei den vegetativen Sprossen spielt die umweltbedingte Variabilität noch die grössere Rolle als bei fertilen Sprossen.

Interessant sind die hoch signifikanten Variabilitätsunterschiede in der "Blatbreite" zwischen C. serotina-Populationen. Sie gehen hauptsächlich auf das Konto der bereits früher erwähnten Pflanzen (S. 213) von "Saignelégier 2", "Breil 2" und "Erlach 2", die sich auf dem Wege zu Varietäten befinden könnten. Am stärksten unterscheiden sich aber die Populationen von C. lepidocarpa untereinander. Nicht nur zwischen "Peist 2" und den

ändern, sondern zwischen allen drei, bestehen signifikante Unterschiede. Die Hypothese, dass in den isolierten Populationen der seltensten Art in der Schweiz genetische Zufallsdrift eine bedeutende Rolle spielt(e), wird damit bekräftigt.

Die Variabilitätsuntersuchungen an vegetativen Sprossen ergeben das gleiche Bild wie die an fertilen Sprossen gemachten. Der einzige Unterschied besteht darin, dass vegetative Sprosse eine etwas grössere phänotypische Plastizität aufweisen.

5.1.1.3. Anatomie fertiler Sprosse

Material und Methoden:

Anatomische Untersuchungen nahm ich an 84 fertilen Sprossen der reinen Arten (und zusätzlich an einigen Bastarden) vor. Ich fixierte jeweils ganze Sprosse in FAA (7 Teile Wasser, 1 T. Eisessig, 2 T. Formol 40 %, 10 T. Alkohol), entfernte mit verdünnter Flussäure die Silikatkörper (Metcalf (1971), Sharma & Dhingra (1971)) und stellte dann Querschnitte von je 15 und 7 μ m Dicke aus der mittleren Zone von Stengel und Blatt her. Die Schnitte wurden mit Safranin/Astrablau gefärbt und in Caedax eingeschlossen. Ich machte auch mikroskopische Präparate ohne Entfernung der Silikatkörper, andere mit Safranin/Fastgreen-Färbung, ferner solche der Blattepidermis und der Fruchtsände. Diese alle wurden aber nicht statistisch ausgewertet.

Eine Liste der untersuchten Merkmale gibt Tabelle 5.1.12. Da es sich um weniger selbstverständliche Merkmale handelt, als bei jenen des morphologischen Bereichs, und da entsprechende Darstellungen in der Literatur sehr selten zu finden sind (z.B. bei Le Cohu (1967)), gebe ich an dieser Stelle noch vier Abbildungen (5.1.12. -15.). Sie sollen auch einen raschen Ueberblick über die zwischenartliche Variabilität von C. flava s.l. in anatomischer Hinsicht ermöglichen.

Die Daten wurden wiederum in gleicher Weise analysiert wie im Unterkapitel 5.1.1.1. ("Morphologie fertiler Sprosse"). Die Variabilität zwischen Populationen konnte nicht direkt rechnerisch ausgewertet werden, da nur je drei Pflanzen pro Standort fixiert wurden.

Tabelle 5.1.12.: Codierte Merkmale des anatomischen Bereichs fertiler Sprosse von C. flava s.l.

Merkmal und Definition		Vergrößerungsfaktor	Codierung	
Blätter				
grosse Leitbündel	zwei Träger	Anzahl pro	60	Anzahl
mittlere Leitbündel	ein Träger	Blatthälfte (ohne Mittelrippe)	60	Anzahl
kleine Leitbündel	ohne Träger		60	Anzahl
Falten			60	Anzahl
Leitbündelscheidenlignifizierung			240	0 = schwach 1 = mässig 2 = stark
Luftkammern	Anzahl pro Blatthälfte		60	Anzahl
Luftkammerndicke	maximale Dicke		240	Einheiten Okularmikrometer
Luftkammernbreite	maximale Breite		60	Einheiten Okularmikrometer
Blattdicke	maximale Dicke		240	Einheiten Okularmikrometer
Kieldicke			60	Einheiten Okularmikrometer
"Bulliform"-Zellen			240	Anzahl
"Bulliform"-Zelldicke	maximale Dicke		240	Einheiten Okularmikrometer
"Bulliform"-Zellbreite	Breite der dicksten		240	Einheiten Okularmikrometer
Stengel				
Dicke			24	Einheiten Okularmikrometer
grosse Leitbündel	mit Träger		60	Anzahl
mittlere Leitbündel	} ohne Träger	{ mit grossen Gefässen	60	Anzahl
kleine Leitbündel		{ ohne grosse Gefässe	60	Anzahl
Luftkammern			60	Anzahl
Markhöhle			60	0 = fehlend 1 = klein 2 = mittelgross 3 = gross
Form			60	0 = rundlich 1 = mindestens eine Kante spitzwinklig

Einzelmerkmale:

Die Variabilität aller Einzelmerkmale über die ganze Artengruppe wurde zuerst mit dem BMDP-Programm 2D geprüft. Anschliessend testete ich die quantitativen Merkmale in Varianzanalysen (BMDP-Programm 7D) und t-Testen (BMDP-Programm 3D). Die Merkmalsmenge wurde noch um zwei transformierte Merkmale erweitert. In den Tabellen 5.1.13. und 14. sind die wichtigsten Resultate dargestellt. Ich verzichte auf die Diskussion von Beispielen und beschränke mich auf die Feststellung allgemeiner Zusammenhänge.

Die Arten der C. flava s.l. unterscheiden sich in 80 % der untersuchten quantitativen Merkmale hoch signifikant bezüglich ihrer Mittelwerte. Trotzdem lassen sich im anatomischen Bereich keine Merkmale finden, die so

Abbildung 5.1.12.: Blatt- und Stengelquerschnitte von C. flava s.l.

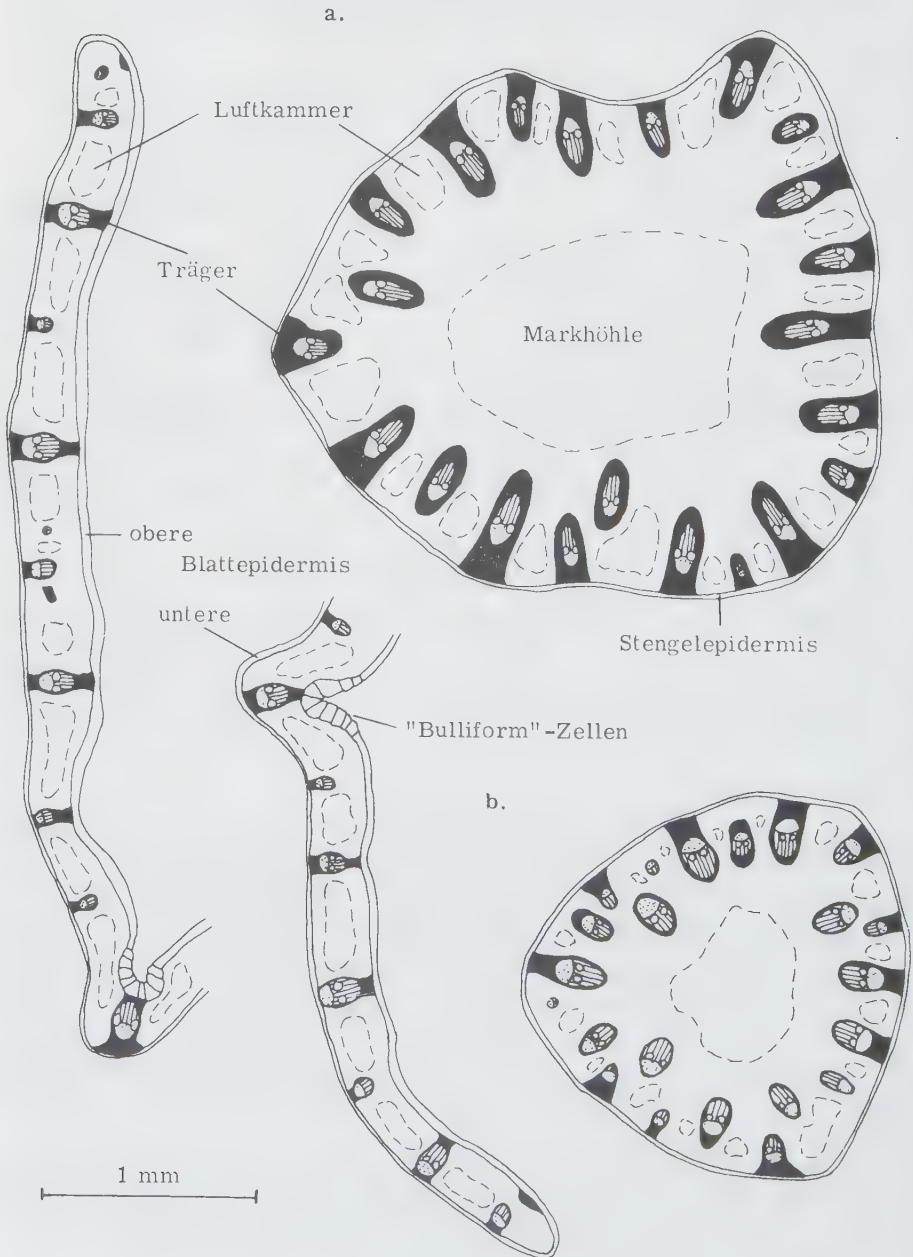


Abbildung 5.1.12.: Fortsetzung

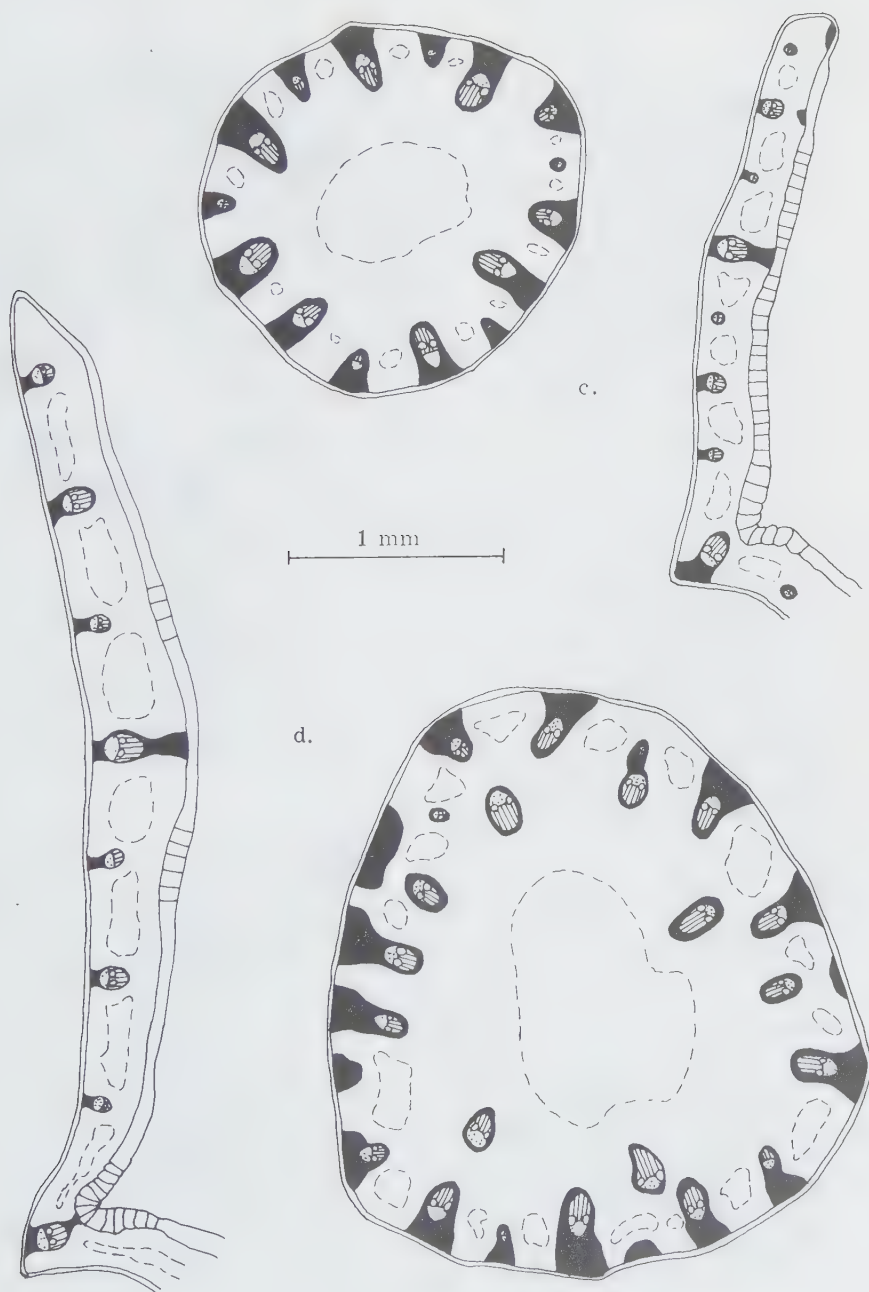
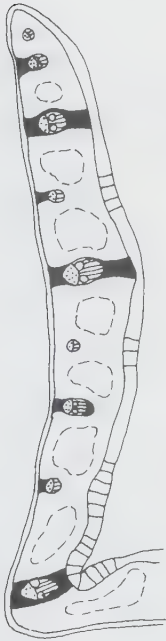


Abbildung 5.1.12.: Fortsetzung



e.



1 mm



Phloem



Xylem



Festigungsgewebe



Hohlräume

- a. C. flava von "Amriswil 2"
- b. C. "flavella" von "Kerns"
- c. C. lepidocarpa von "Breil 2"
- d. C. demissa von "Rüte 1"
- e. C. serotina von "Erlach 1"

Abbildung 5.1.13.: Querschnitte durch Blattleitbündel von C. flava s.l.

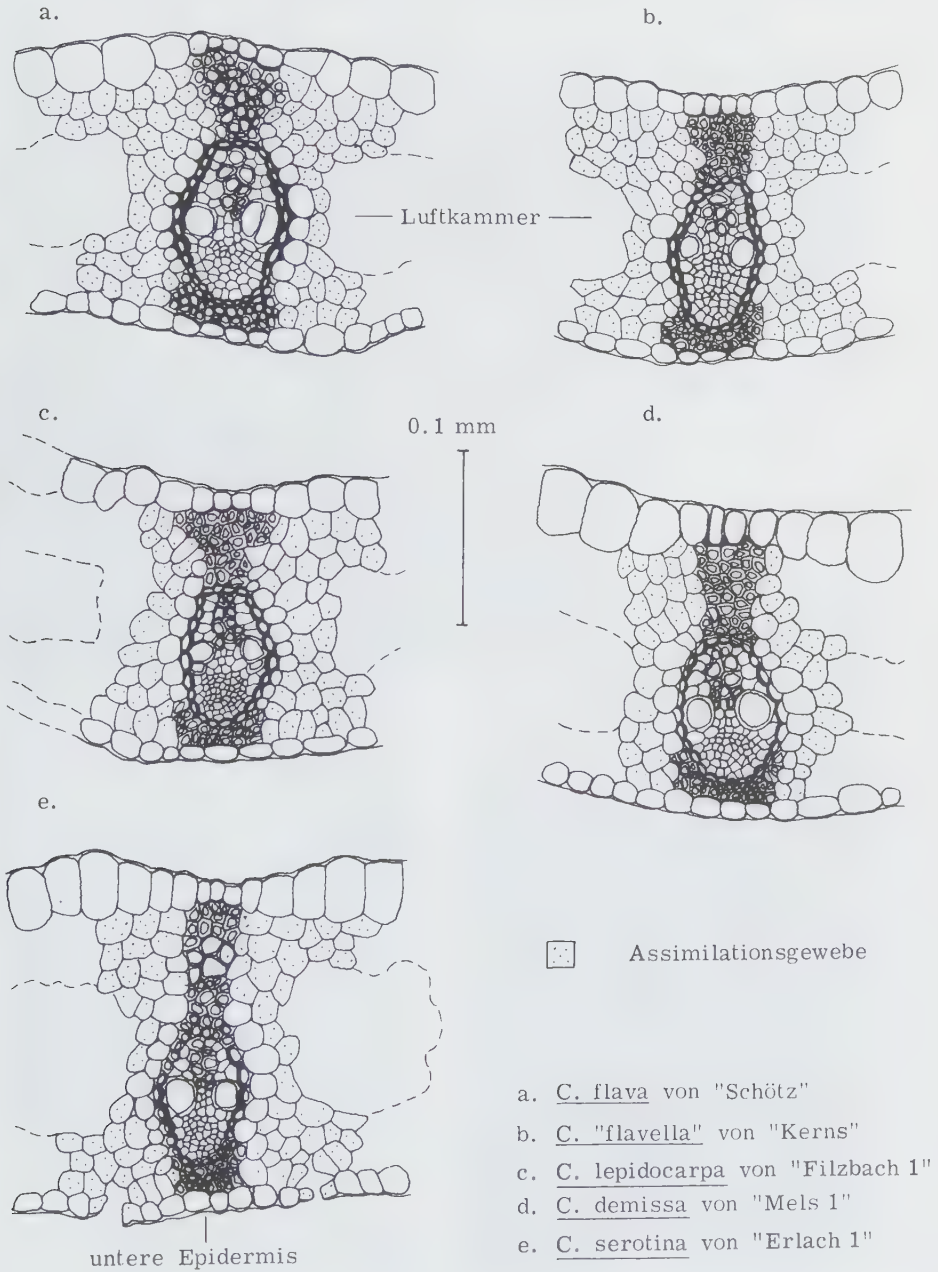
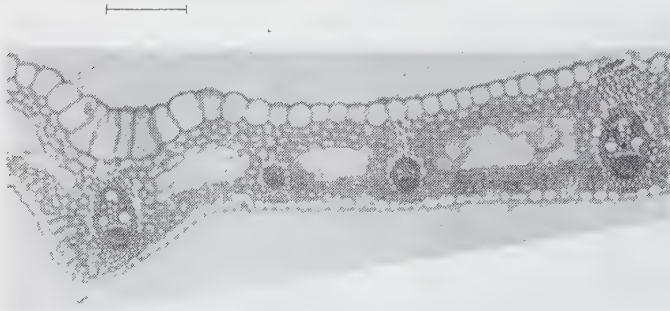
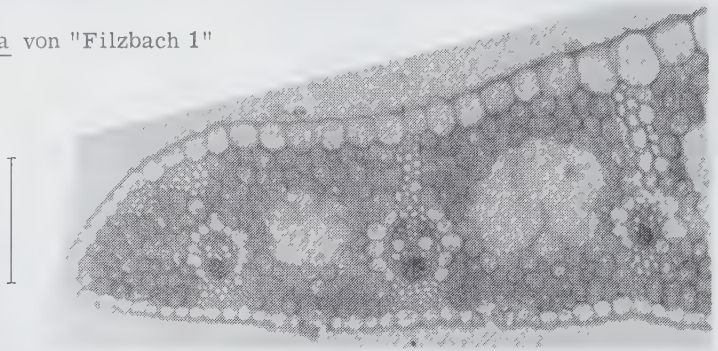


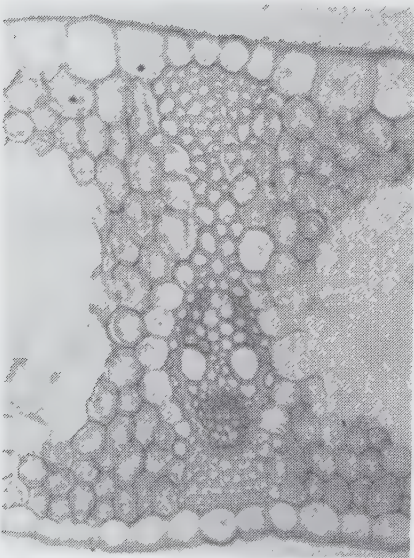
Abbildung 5.1.14.: Blattquerschnitte von C. flava s.l.



a. C. lepidocarpa von "Filzbach 1"



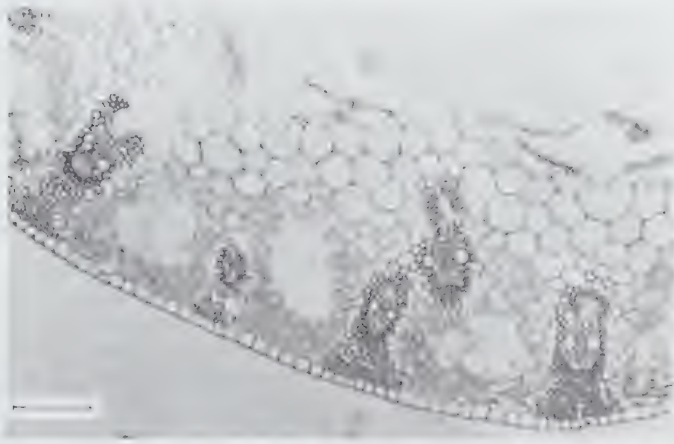
b. C. serotina von "Erlach 2"



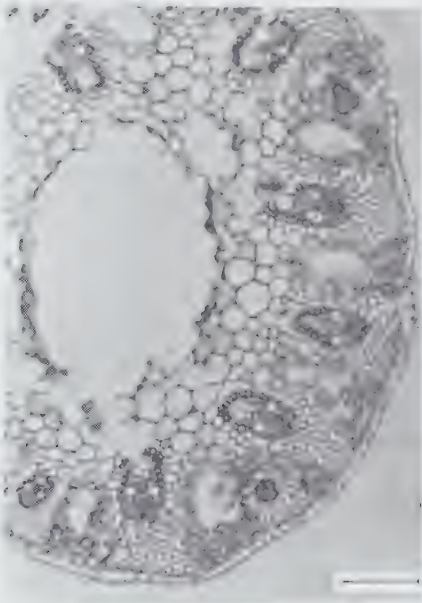
c. C. serotina von "Erlach 2"

Alle angegebenen Strecken entsprechen
100 μm .

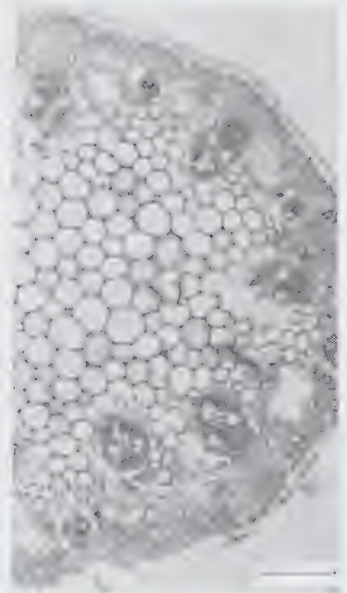
Abbildung 5.1.15.: Stengelquerschnitte von C. flava s.l.



a. C. demissa von "Mels 1"



b. C. lepidocarpa von "Peist 2"



c. C. serotina von "Erlach 2"

Alle angegebenen Strecken entsprechen 100 μ m.

Tabelle 5.1.13.: F-Werte für den Vergleich der Arten (BMDP-Programm 7D)

Merkmal	fünf Arten		vier Arten (<i>C. "flavella"</i> unt. <i>C. flava</i>)	
	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)
Blätter				
grosse Leitbündel	((1.52))	9.26	((0.57))	11.71
mittlere Leitbündel	((0.41))	((1.09))	((0.59))	((0.68))
kleine Leitbündel	((2.27))	9.37	((2.69))	12.23
Luftkammern	(2.84)	10.42	7.18	5.28
Luftkammerndicke	(3.03)	12.47	(3.14)	15.70
Luftkammernbreite	((1.21))	21.21	((1.41))	28.62
Blattdicke	(3.28)	9.58	4.08	12.99
Kieldicke	((1.46))	((1.47))	((1.31))	((1.95))
"Bulliform"-Zellen	((0.81))	((1.20))	((0.85))	((0.47))
"Bulliform"-Zelldicke	((0.27))	6.96	((0.20))	7.87
"Bulliform"-Zellbreite	((0.65))	5.64	((0.83))	7.57
Stengel				
Dicke	((0.85))	15.98	((2.34))	14.88
grosse Leitbündel	(2.60)	12.02	6.89	6.15
mittlere Leitbündel	((1.81))	11.81	((2.36))	15.64
Luftkammern	((1.23))	17.29	((1.21))	12.62
Transformationen				
Blattdicke - Luftkammerndicke	((1.38))	7.27	((1.50))	8.48
Blattdicke / Stengeldicke	4.33	21.55	(3.32)	17.68

Irrtumswahrscheinlichkeiten:

Zahlen in doppelten Klammern: $P > 5\%$

Zahlen in einfachen Klammern: $5\% \geq P > 1\%$

Zahlen ohne Klammern: $1\% \geq P$

hohe Signifikanzen erreichen wie die besten morphologischen Merkmale. Teilweise muss dies darauf zurückgeführt werden, dass weniger Sprosse anatomisch untersucht wurden. Daneben spielt offenbar die zufällige Variabilität eine grössere Rolle als bei morphologischen Merkmalen.

Interessanterweise sind die Grössenrelationen im anatomischen Bereich oft gerade umgekehrt wie im morphologischen, was daran zu sehen ist, dass in Tabelle 5.1.14. die Minuszeichen überwiegen. Dickenmerkmale der Blätter erreichen bei den kleinwüchsigen Arten *C. demissa* und *C. serotina* höhere Werte als bei den übrigen Arten. Dies steht in Zusammenhang mit der Neotenie: Straffe, dunkelgrüne bis grüne Blätter mit viel Assimilationsgewebe im Verhältnis zum Volumen der Luftkammern und wenig Festigungs-

Tabelle 5.1.14.: Signifikanzen beim paarweisen Vergleich der Arten (BMDP-Programm 3D)

Merkmal	Vergleich																
	f	fl	f	l	f	d	f	s	fl	l	fl	d	fl	s	l	d	s
Blätter																	
grosse Leitbündel	+		++	++	+	++		++	++		++						
mittlere Leitbündel																	
kleine Leitbündel						--		--			--		--		--		
Luftkammern		++	++	++				++	++		-		--		-		+
Luftkammerndicke			+	++		-	--	++			--		--		--	--	
Luftkammernbreite				++		++		++	++	+	++		++		--		++
Blattdicke						-	--	--	--		--		--		--	--	
Kieldicke				-		-									-		
"Bulliform"-Zellen																	
"Bulliform"-Zelldicke				--		--			-							++	+
"Bulliform"-Zellbreite				--		-		--	--		-		--				
Stengel																	
Dicke		++	+	++				++			--		--		--	-	++
grosse Leitbündel		++	++	++		+		++	++	-	--		--		-	-	++
mittlere Leitbündel				++					++				-		--	--	
Luftkammern	-	++		++		++	--	++							--		-
Transformationen																	
Blattdicke - Luftkammerndicke				--		--	--	--			-		-		-		
Blattdicke / Stengeldicke	--		--		--	--	--	--			-	--					--

Erklärungen:

Pluszeichen geben an, dass die erste Art signifikant höhere Werte erreicht als die zweite, Minuszeichen umgekehrt; links Vergleich der Varianzen, rechts Vergleich der Mittelwerte ("separate variances").

Irrtumswahrscheinlichkeiten: 5 % $\geq P > 1$ % : ein Zeichen

1 % $\geq P$: zwei Zeichen

f = C. flava fl = C. "flavella" l = C. lepidocarpa d = C. demissa s = C. serotina

gewebe könnte man im übertragenen Sinne als "embryonal" bezeichnen.

C. flava als profilierteste Art der Gruppe hat dagegen schlaaffe, hellgrüne bis gelbliche Blätter mit wenig Assimilationsgewebe im Verhältnis zum Volumen der Luftkammern und viel Festigungsgewebe.

Artunterschiede in den Merkmalsvarianzen sind selten und wenig ausgeprägt. Im Gegensatz zu morphologischen Merkmalen zeigt C. flava (s.str.) bei anatomischen Merkmalen relativ wenig innerartliche Variabilität. Entscheidend für die Signifikanzen wirkt sich jedoch die sehr geringe anatomische Variabilität der C. lepidocarpa-Sprosse aus. Ihre stark isolierten Po-

pulationen sind auffällig einheitlich. (Dagegen könnte die driftbedingte Variabilität zwischen ihren Populationen grösser sein als z.B. bei C. flava.)

Zum Problem C. flava/C. "flavella" treten bei der Untersuchung anatomischer Merkmale keine neuen Aspekte auf. In Tabelle 5.1.13. ändern nur bei den zwei Merkmalen "Blattluftkammern" und "grosse Leitbündel des Stengels" die F-Werte wesentlich, wenn man mit vier anstelle von fünf Arten rechnet. In diesen zwei und in weiteren Merkmalen zeigt C. "flavella" eine möglicherweise vorwiegend umweltbedingte Neotenie.

Merkmalskomplexe:

Die anatomischen Merkmale sind untereinander erstaunlich wenig korreliert. Das bestätigt die Aussage, dass ein grosser Teil der Variabilität zufällig sein könnte. Die evolutiven Differenzierungen von C. flava s.l. im anatomischen Bereich halten sich demzufolge offenbar in kleinerem Rahmen als im morphologischen Bereich. Der einzige einigermaßen deutliche Merkmalscluster, der in der Faktoranalyse als erster Faktor erscheint, beinhaltet folgende Merkmale:

Blattfalten, Leitbündelscheidenlignifizierung, Blattluftkammern, Luftkammernbreite, Blattdicke, Stengeldicke, grosse Leitbündel Stengel, Stengelluftkammern, Markhöhle.

Der Faktor trennt die Extreme C. flava und C. serotina. Er entspricht bis auf "Blattdicke" und "Leitbündelscheidenlignifizierung" dem Faktor "Breitenmerkmale von Blatt und Stengel", welcher als einziger deutlicher Merkmalskomplex im vegetativen morphologischen Bereich gefunden werden konnte. Wie dieser stellt er C. lepidocarpa in die Nähe von C. serotina und C. demissa in die Nähe von C. flava, er trennt aber C. "flavella" von C. flava. In der Tat stammen alle untersuchten anatomischen Merkmale aus dem vegetativen Bereich der Pflanzen. Geschnittene weibliche oder männliche Aehrchen wurden nicht analysiert. Es zeigt sich, dass der Einteilung in morphologische und anatomische Merkmale ausser in praktischer Hinsicht nicht zu viel Beachtung geschenkt werden darf.

"Objektive" Klassifikation:

In Clusteranalysen wurden Einzelindividuen und Individuengruppen - je die

drei Individuen gleicher Art und Herkunft gemittelt - nach Aehnlichkeit geordnet (Abb. 5.1.16.). Die anatomischen Merkmale erlauben eine grobe Einteilung der Individuen in Artcluster. C. flava und C. "flavella" werden schwach getrennt. Dafür sind C. demissa und C. serotina weniger deutlich voneinander getrennt als in den Clusteranalysen mit morphologischen Merkmalen (Unterkap. 5.1.1.1.). In den Clusteranalysen für Individuengruppen mit Distanzmassen werden die C. demissa-Populationen zuletzt eingeordnet und kommen dabei je zur Hälfte zu C. flava und C. serotina. C. demissa hat breite Blätter und Stengel wie C. flava und dicke Blätter wie C. serotina; das heisst, sie ist die Art mit dem leistungsfähigsten Photosyntheseapparat. (Paradoxerweise kommt aber die "Grüne Segge" (C. demissa) am häufigsten von allen Arten der C. flava s.l. auch im Schatten vor.) Eine ähnliche Sonderstellung nehmen auch die C. serotina-Pflanzen von "Saignelégier 2" ein. Sie sind im anatomischen Bereich noch stärker verschieden von den übrigen C. serotina als im morphologischen Bereich. Gesamthaft betrachtet sprechen aber auch die anatomischen Verschiedenheiten zwischen Gliedern der C. flava-Gruppe für die Richtigkeit der verwendeten a priori-Klassifikation.

"Subjektive" Klassifikation:

Da nicht von allen Arten genug Individuen gesammelt werden konnten, sind die zu vergleichenden Gruppen recht unterschiedlich in ihrer Grösse. Das verbietet strenggenommen die Durchführung von Diskriminanzanalysen. Ich verzichtete trotzdem nicht darauf, erwähne aber nur die allgemeinsten Resultate.

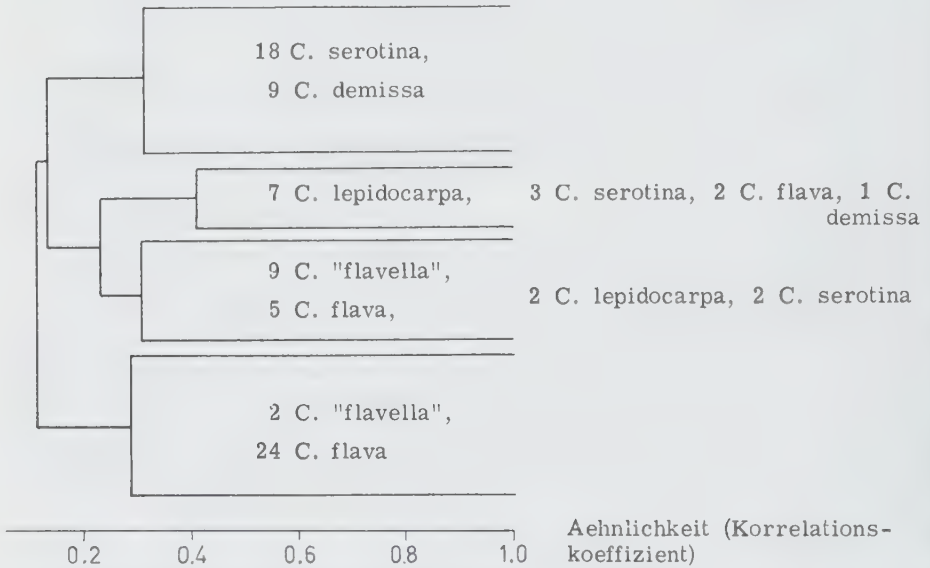
Mit den anatomischen Merkmalen allein können rund 80 % der untersuchten Individuen ihren a priori-Gruppen zugeordnet werden. Dieses Resultat wird schon mit wenigen (z.B. 5) Schritten erreicht. Die bestdiskriminierenden Merkmale sind die beiden qualitativen "Leitbündelscheidenlignifizierung" und "Markhöhle". Sie führen zur Reihenfolge C. flava, C. "flavella", C. lepidocarpa, C. demissa, C. serotina.

Zusammenfassung:

Anatomische Arbeiten lassen bei C. flava s.l. die gleichen Variabilitätsmuster aufdecken wie morphologische. Die nicht-zufällige Variabilität ist

Abbildung 5.1.16.: Gruppierung von 84 Individuen (OTU's) bzw. 29 Populationen (OTU's) der *C. flava* s.l. mit Clusteranalysen aufgrund anatomischer Daten (BMDP-Programme 1M, 2M)

a. "Complete linkage"-Dendrogramm, Individuen



b. "Average linkage"-Dendrogramm (UPGMA), Individuen

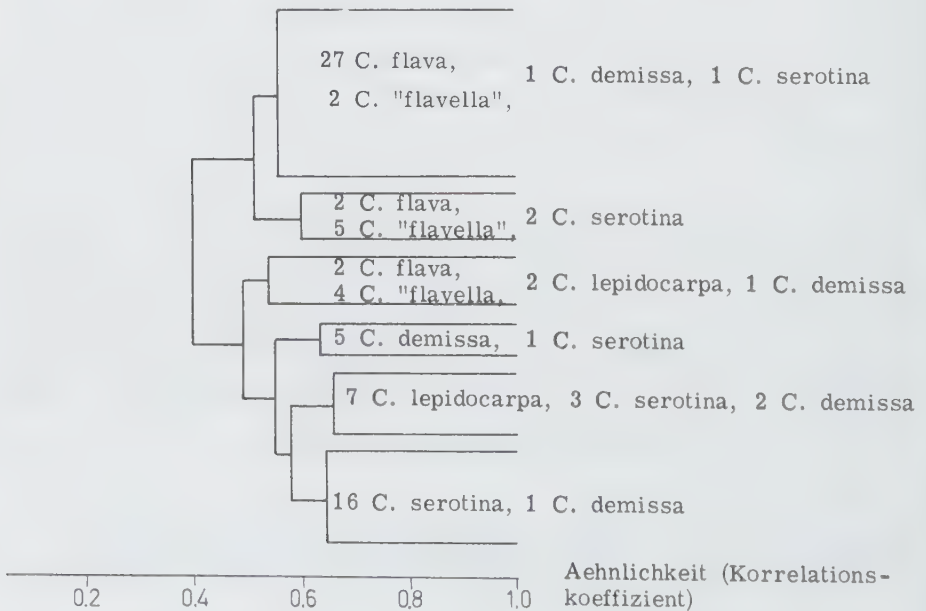
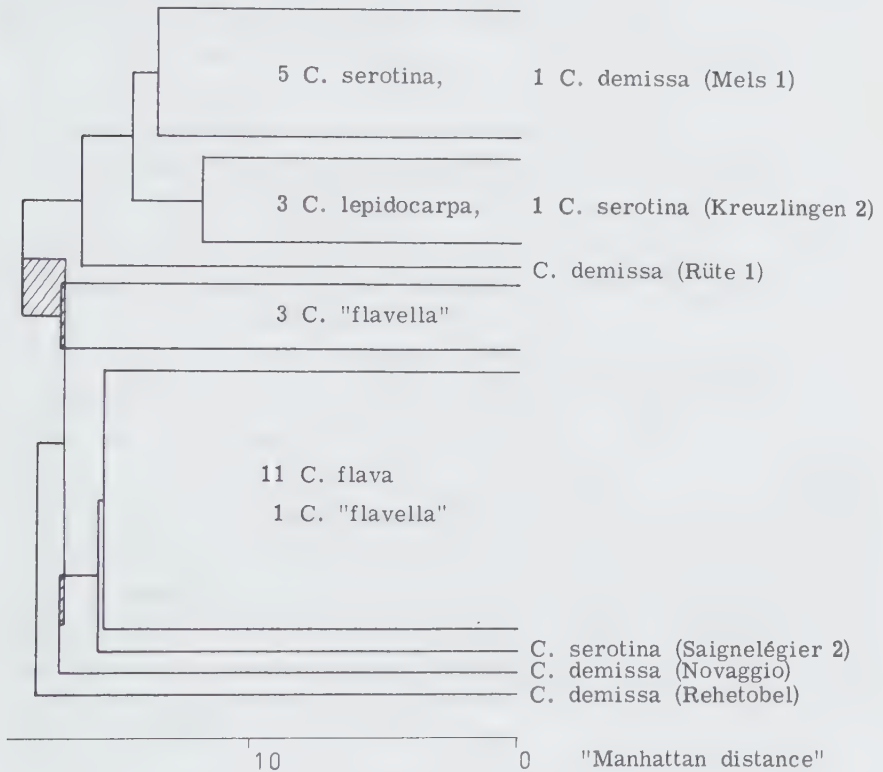


Abbildung 5.1.16.: Fortsetzung

c. "Average linkage"-Dendrogramm (UPGMC), Populationen (Mittel aus meist drei Individuen)



Erklärungen:

Nur die Hauptäste der Dendrogramme sind eingezeichnet. Die Zahlen geben die Anzahl Sprosse (a. -b.) bzw. Populationen (c.) jeder Art an: im Dendrogramm die "gut" klassifizierten, rechts ausserhalb die "schlecht" klassifizierten. Zu c.: in Klammern Herkunft der Population, schraffiert ein "reversal".

aber bei den untersuchten anatomischen Merkmalen geringer, und Merkmalskorrelationen sind entsprechend selten. Eigene, unabhängige Merkmalskomplexe fehlen. Der einzig grössere Faktor, der extrahiert werden kann, entspricht dem Faktor "Breitenmerkmale von Blatt und Stengel" aus dem mor-

phologischen Bereich und erklärt nur einen kleinen Teil der anatomischen Gesamtvariabilität.

Für sich allein tragen die anatomischen Untersuchungen wenig zum Verständnis der evolutiven Zusammenhänge in der C. flava-Gruppe bei. In Kombination mit den morphologischen Untersuchungen runden sie jedoch das Bild der Gesamtvariabilität dieses problemreichen Taxons ab und berechnen zur Annahme, dass bei Berücksichtigung weiterer Merkmale (z.B. aus dem biochemischen Bereich) die Klassifikation nicht mehr verändert würde, dass also die Reihe aller möglichen Variabilitätsuntersuchungen konvergiere. Zweifellos wären die "Grenzwert-Arten" C. flava (mit var. alpina), C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina.

5.1.1.4. Korrelation Morphologie - Anatomie

Es ist nicht ohne weiteres möglich, Korrelationen zwischen Merkmalen zu berechnen, die an verschiedenen Stichproben gemessen wurden. Im vorliegenden Falle entstammen die Individuen der drei Stichproben wenigstens den gleichen, wohldefinierten Grundgesamtheiten: Für die morphologischen Untersuchungen fertiler Sprosse, morphologischen Untersuchungen vegetativer Sprosse und anatomischen Untersuchungen fertiler Sprosse wurde in den gleichen Populationen Material gesammelt. Da aber bei jeder Untersuchung nur ein Teil der Standorte berücksichtigt wurde, bleiben nur 17 Populationen übrig, bei denen alle Daten vorliegen. Für diese 17 berechnete ich die Merkmalsmittelwerte.

Die Analyse der Korrelationsmatrix aller Merkmale mit Clusteranalysen und Hauptkomponenten-Faktoranalysen (BMDP-Programme 1M und 4M) zeigte einige interessante Ergebnisse. Die Merkmalscluster setzen sich über die Grenzen der drei Teilmengen "Morphologie fertiler Sprosse", "Morphologie vegetativer Sprosse" und "Anatomie fertiler Sprosse" hinweg. Dafür stimmen sie oft mit den Teilmengen "Blühbereich" oder "vegetativer Bereich" überein. Es können drei grosse Merkmalskomplexe bezeichnet werden, die alle etwa gleich viel und zusammen mehr als die Hälfte der Gesamtvariabilität erklären. Sie entsprechen einigermassen den Faktoren, die unter 5.1.1.1.3. D., "Merkmalskomplexe", gefunden wurden. Am konstantesten ist der Faktor aus dem vegetativen Bereich (Breitenmerkmale

von Blatt und Stengel), der durch das Hinzukommen der anatomischen Merkmale mehr Gewicht bekommt. Die zwei Faktoren des Blühbereichs sind nicht so konstant, es gelingt aber nie, sie in einem zusammenzufassen. Offensichtlich gibt es im Blühbereich ein zweidimensionales Variabilitätsmuster.

Die erwähnten Tatsachen scheinen naheulegen, dass man beim weiteren Studium der C. flava s.l. mit Vorteil möglichst alle Organe der Pflanze mit einer Methode untersucht anstatt ein Organ mit verschiedenen Methoden.

Zusammenfassung

In diesem Unterkapitel (5.1.1.) analysierte ich die natürliche Variabilität von C. flava s.l. ausführlich mit statistischen Methoden. Dies stellte sich als absolut notwendig heraus, wenn man nebst dem klassifikatorischen Ziel auch ein besseres Verständnis der Ursachen der Variabilität und damit der evolutiven Zusammenhänge anstrebt.

In Arbeiten über Carex-Arten haben Faulkner (1970), Crétin & Bidault (1974) und Shepherd (1975) Variabilität numerisch-taxonomisch beschrieben. Da ihnen aber noch relativ bescheidene mathematische Verfahren zur Verfügung standen, konnten sie wenig ursächliche Zusammenhänge aufdecken. Shepherd und Crétin & Bidault benützten allein das Instrument der Hauptkomponenten- bzw. Faktoranalyse, welches bei nahverwandten Arten nur in Kombination mit Clusteranalysen verwendet werden sollte. Crétin & Bidault fanden in ihrer Faktoranalyse zwei Punktwolken vor und mussten somit zum falschen Schluss kommen, dass es sich bei den Gliedern von C. flava s.l. nicht um biologische Arten handle.

Ich untersuchte blühende und fruchtende fertile und gut entwickelte vegetative Sprosse morphologisch und fruchtende fertile Sprosse anatomisch. Die individuell verschiedenen Sprosse wurden an den natürlichen Standorten in der Schweiz, deren ökologische Daten bekannt sind (Ueberkap. 4.), gesammelt. Alle Organbereiche der Pflanzen mit Ausnahme der Wurzeln waren durch Merkmale vertreten. (Die Wurzeln erwiesen sich in früheren Arbeiten als wenig charakteristisch und schwer zugänglich.)

C. flava s.l. hat ein charakteristisches Variabilitätsmuster. Vier Arten und eine Varietät kommen bei uns vor: C. flava, C. flava var. alpina (= C. "flavella"), C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina. C. pulchella fehlt an-

scheinend in der Schweiz. Dagegen könnte man einige C. serotina-Populationen als Varietäten in statu nascendi bezeichnen.

Die verschiedenen Formen innerartlicher Variabilität entstehen durch Ueberlagerung artspezifischer Formen der Variabilität zwischen und innerhalb von Populationen. Diese wiederum sind Ausdruck verschiedener populationsbiologischer Strategien. Auf den kleinsten gemeinsamen Nenner gebracht und grob verallgemeinert möchte ich es so ausdrücken:

Von C. flava zu C. serotina besteht ein Gradient zunehmender r-Strategie. Parallel dazu liegen die Gradienten "abnehmender Genfluss - zunehmende Drift", "zunehmende Neotenie" und "abnehmende Plastizität".

C. lepidocarpa und C. demissa beeinträchtigen jedoch die Vorstellung eines einfachen Gradienten. Sie sind nicht nur allometrische Zwischenstufen, sondern formverschieden von C. flava, C. serotina und untereinander. Gesamthalt können drei Merkmalskomplexe unterschieden werden, die den Hauptteil der zwischenartlichen Variabilität erklären. Zwei "Dimensionen" liegen im Blühbereich, eine im vegetativen Bereich. C. flava, C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina haben auf ihren stammesgeschichtlichen Wegen in diesem Merkmalsraum nicht nur verschiedene Geschwindigkeiten, sondern auch verschiedene Richtungen eingeschlagen. Innerhalb der häufigsten Art, C. flava, findet man jedoch eine allometrische Differenzierung. Sie bildet in der Schweiz eine Höhenstufen-Topocline, deren extremste Varianten sich im Oekotypen var. alpina finden, welcher fälschlicherweise oft als C. flavella Krec. bezeichnet wird.

Die eingehenden Variabilitätsstudien an natürlichen Populationen von C. flava s.l. liefern mehr populationsbiologische Resultate als ich erhoffte. Es zeigt sich, dass bei Berücksichtigung ökologischer Information viele Probleme geklärt werden können, die man scheinbar ohne Kultivierungs- und Verpflanzungsexperimente nicht angehen dürfte.

5.1.2. Variabilität in Kultur

Material und Methoden

Bereits im letzten Unterkapitel konnte ich nachweisen, dass die Variabilität

von C. flava s.l. vorwiegend genetisch bedingt ist. In einigen Fällen kann jedoch nur durch Verpflanzung und Kultivierung unter gleichen Bedingungen der Beweis erbracht werden, ob Modifikation oder genetische Anpassung vorliegt. Dies gilt vor allem für C. "flavella" und für C. lepidocarpa von "Peist 2".

Im Unterkapitel 1.4.2. wurde die Kultivierungsmethode beschrieben. Ich untersuchte 110 fertile Sprosse im fruchtenden (ausnahmsweise im blühenden) Zustand in gleicher Weise wie im Unterkapitel 5.1.1.1. Ich brauche daher hier nicht mehr auf die einzelnen Methoden einzugehen. Einige Merkmale berücksichtigte ich nicht mehr. Ebenso verzichtete ich auf morphologische Untersuchungen vegetativer Sprosse und auf anatomische Untersuchungen. Bei der Besprechung der Resultate gehe ich auch auf den Vergleich Kultur - natürlicher Standort ein.

Einschränkend muss erwähnt werden, dass die kultivierten Pflanzen im Sommer des Sammeljahres 1979 unter teilweise extremer Trockenheit und Sonnenbestrahlung litten. Dies führte dazu, dass sich vor allem C. flava nicht normal entwickeln konnte und damit der Möglichkeit beraubt wurde, ihre volle genetische Variabilität zu manifestieren. Auf die andern Arten wirkte die Umwelt in Kultur weniger restriktiv. Als besonders unempfindlich erwies sich C. serotina - sie wurde ja in Kapitel 4.2. als euryöke Art beschrieben - unter der Bedingung, dass die Töpfe stets von Unkraut freigehalten werden.

5.1.2.1. Einzelmerkmale

Artunterschiede:

In Tabelle 5.1.15. sind die Resultate von Varianzanalysen und χ^2 -Testen (BMDP-Programme 7D, 1F) dargestellt. Sie entspricht Tabelle 5.1.4. (S. 197-198). Der Vergleich zeigt, dass sich die Merkmalsmittelwerte der Arten in Kultur ebenso signifikant unterscheiden wie am natürlichen Standort. Die F-Werte sind etwas tiefer, weil nur 110 (statt 315) Sprosse ausgemessen wurden. Aus Tabelle 5.1.16. wird ersichtlich, dass sich in Kultur auch alle einzelnen Arten paarweise gleichermassen unterscheiden lassen wie am natürlichen Standort. Damit wird die Behauptung bestätigt, dass die Arten der C. flava s.l. genetisch verschieden sind. Die Erklärungen

Tabelle 5.1.15.: F- und χ^2 -Werte für den Vergleich der Arten in Kultur (BMDP-Programme 7D, 1F)

Merkmal	fünf Arten			vier Arten (C. "flavella" unt. C. flava)		
	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Freih.grad (aus Konting.- tabellen)	F für Varianzen (Levene)	F für Mittel (Welch)	χ^2 /Freiheitsgrad (aus Kontingenz- tabellen)
Blätter						
Zahl	((2.49))	6.30	62.31/24	(2.71)	8.54	53.16/18
Länge	4.21	18.98	-	4.74	23.43	-
Breite	4.10	29.67	-	((1.69))	35.37	-
Faltung	-	-	56.36/4	-	-	55.98/3
Ligula	12.77	67.87	-	15.86	84.79	-
Hochblätter						
Ausbildung oberstes	-	-	55.66/8	-	-	53.40/6
Länge oberstes	(2.59)	25.57	-	((2.24))	34.03	-
Stellung unterstes ¹	-	-	((0.92))/4 ((2.32))/4 ((1.94))/4	-	-	((0.23))/3 ((1.04))/3 ((1.47))/3
Stengel						
Krümmung	-	-	41.96/12	-	-	40.00/9
Höhe	((0.54))	17.93	-	((1.08))	16.07	-
Dicke	((1.39))	(3.03)	-	((1.29))	(4.12)	-
Höhlung	-	-	18.87/4	-	-	12.88/3
männliches Aehrchen						
Stellung	-	-	((8.35))/8	-	-	((7.07))/6
Länge	4.74	10.52	-	(3.33)	12.22	-
Stiel	((1.34))	9.23	-	((1.00))	9.82	-
Tragblattlänge	4.30	10.59	-	4.16	12.89	-
Tragblattbreite	((0.77))	((0.85))	-	((0.62))	((1.15))	-
weibliche Aehrchen						
Zahl	((2.02))	9.34	43.67/20	((2.05))	12.12	41.54/15
Stellung	-	-	26.74/4	-	-	17.94/3
Form	-	-	22.19/8	-	-	(15.86)/6
Länge	((2.00))	35.53	-	((1.41))	44.32	-
Breite	(2.61)	97.24	-	4.47	123.00	-
Schlauchlänge (N)	((2.15))	121.17	-	((2.52))	141.95	-
Schnabel (E + F)	((0.91))	111.48	-	((1.35))	117.07	-
(C)	((0.67))	9.17	-	((0.62))	12.10	-
(D)	((0.70))	10.34	-	((0.88))	14.05	-
(E)	((0.67))	5.38	-	((1.19))	6.71	-
(F)	((0.30))	53.12	-	((0.55))	61.25	-
Schlauchbreite (H)	((1.02))	11.34	-	((0.19))	14.87	-
(I)	((1.46))	9.71	-	((1.82))	12.42	-
(L)	((1.70))	5.66	-	((0.85))	7.58	-
(M)	((0.82))	25.62	-	((1.11))	33.21	-
Schlauchdicke (O)	((0.32))	4.19	-	((0.09))	5.19	-
Schlauchauslauf (D - C)	((1.88))	(3.77)	-	(2.82)	((2.59))	-
Schlauchbasis (C H)	3.90	(3.71)	-	(2.91)	4.52	-
Schnabelborsten	((1.13))	18.76	-	((1.17))	17.79	-

im letzten Unterkapitel (5.1.1., S. 198 ff.) behalten ihre Gültigkeit nach Einbezug der Resultate, die an kultivierten Pflanzen gewonnen wurden.

Vergleicht man die Merkmalsvarianzen der Arten in Kultur, so stellt man fest, dass fast alle signifikanten Unterschiede verloren gegangen sind. Am natürlichen Standort ist C. flava viel variabler als die andern Arten. In Kultur trifft dies nicht zu (Tab. 5.1.16.). Der Hauptgrund dafür ist aber nicht eine grosse phänotypische Plastizität am natürlichen Standort, sondern der negative Einfluss der Umwelt in Kultur (Hitze und Trockenheit), der sich in Wachstumsstörungen niederschlägt. Die Annahme, dass C. flava eine grosse genetische Variabilität besitzt (S. 205 u.a.), kann somit weder bestätigt noch widerlegt werden.

Die Häufigkeitsverteilungen der meisten unter 5.1.1.1.3.B., "Beispiele" (Abb. 5.1.4.) besprochenen Merkmale sind in Abbildung 5.1.17. für kultivierte Pflanzen nochmals dargestellt.

Populationsunterschiede:

Bei einigen quantitativen Merkmalen klärte ich in Varianzanalysen (BMDP-Programm 7D) ab, ob Populationen verschiedener Herkunft einer Art sich in Kultur ebenso signifikant unterscheiden wie am natürlichen Standort. Tabelle 5.1.17. entspricht Tabelle 5.1.6. (S. 209). Leider konnte ich höchstens je 5 individuell verschiedene Sprosse gleicher Herkunft im Versuchsgarten sammeln, so dass vielleicht einige Unterschiede nicht statistisch nachgewiesen werden. Dies gilt speziell für C. lepidocarpa und C. demissa.

Die Variabilität zwischen C. flava-Populationen ist in Kultur immer noch nachweisbar. Das spricht gegen die Annahme, sie sei mehrheitlich umweltbedingt. Die Pflanzen von hochgelegenen Standorten waren auch im zweiten Jahr nach der Verpflanzung noch kleiner als die andern. Für die zwei untersuchten und weitere nicht ausgemessene C. "flavella"-Populationen gilt im Vergleich mit C. flava genau das Gleiche. Gesamthaft gesehen sind je-

Anmerkungen und Erklärungen zu Tabelle 5.1.15.:

1 abwärts	Irrtumswahrscheinlichkeiten:	
waagrecht	Zahlen in doppelten Klammern:	P > 5 %
aufwärts	Zahlen in einfachen Klammern:	5 % ≥ P > 1 %
	Zahlen ohne Klammern:	1 % ≥ P

Tabelle 5.1.16.: Signifikanzen beim paarweisen Vergleich der Arten in Kultur (BMDP-Programm 3D)

Merkmal	Vergleich																			
	f	fl	f	l	f	d	f	s	fl	l	fl	d	fl	s	l	d	l	s	d	s
Blätter																				
Zahl	--		-	--				++						++			+	++	++	++
Länge					++		++	++		+	++	+								--
Breite	--				++			++		++				++	++	--	+		+	++
Ligula			++	++		++	++	++	++	++	+	++	++	++	++					
Hochblätter																				
Länge oberstes							+	++						++				++		++
Stengel																				
Höhe		++				++		++		-						++		++		
Dicke				++				+		+			+							
männliches Aehrchen																				
Länge			-			++		-	++						+			+		
Stiel	+	++					+	++		--		--						++		++
Tragblattlänge	--					--	-	-	+	++	-					--			-	++
Tragblattbreite																				
weibliche Aehrchen																				
Zahl				+			-	--	+									--	-	--
Länge		++		++		++		++	+		++	++	++				+			
Breite				++	+	++		++	+		++		++	++	+	++		++		+
Schlauchlänge (N)		++		++		++		++		+	++		++	++	++	++		++	-	++
Schnabel (E + F)		++		++		++		++			++		++	++	++	++		++		++
(C)						++		++			++		++	+		++		+		
(D)						++		++			++		++	++	++	++		+		
(E)						++		++								+				
(F)		+		++		++		++		+	++			++				++		++
Schlauchbreite (H)	+	+		++		++		++						++						
(I)				+		++		++						++						
(L)	+					++		++	--		+	-	++			+		+		
(M)				+		++		++						++				++		++
Schlauchdicke (O)				++		+		++												
Schlauchauslauf (D - C)		-								++		++		++						
Schlauchbasis (C - H)	-		-			--	-										++		-	--
Schnabelborsten	--					++		++		++		++		++		+		++		

Erklärungen:

Pluszeichen geben an, dass die erste Art signifikant höhere Werte erreicht als die zweite, Minuszeichen umgekehrt; links Vergleich der Varianzen, rechts Vergleich der Mittelwerte ("separate variances").

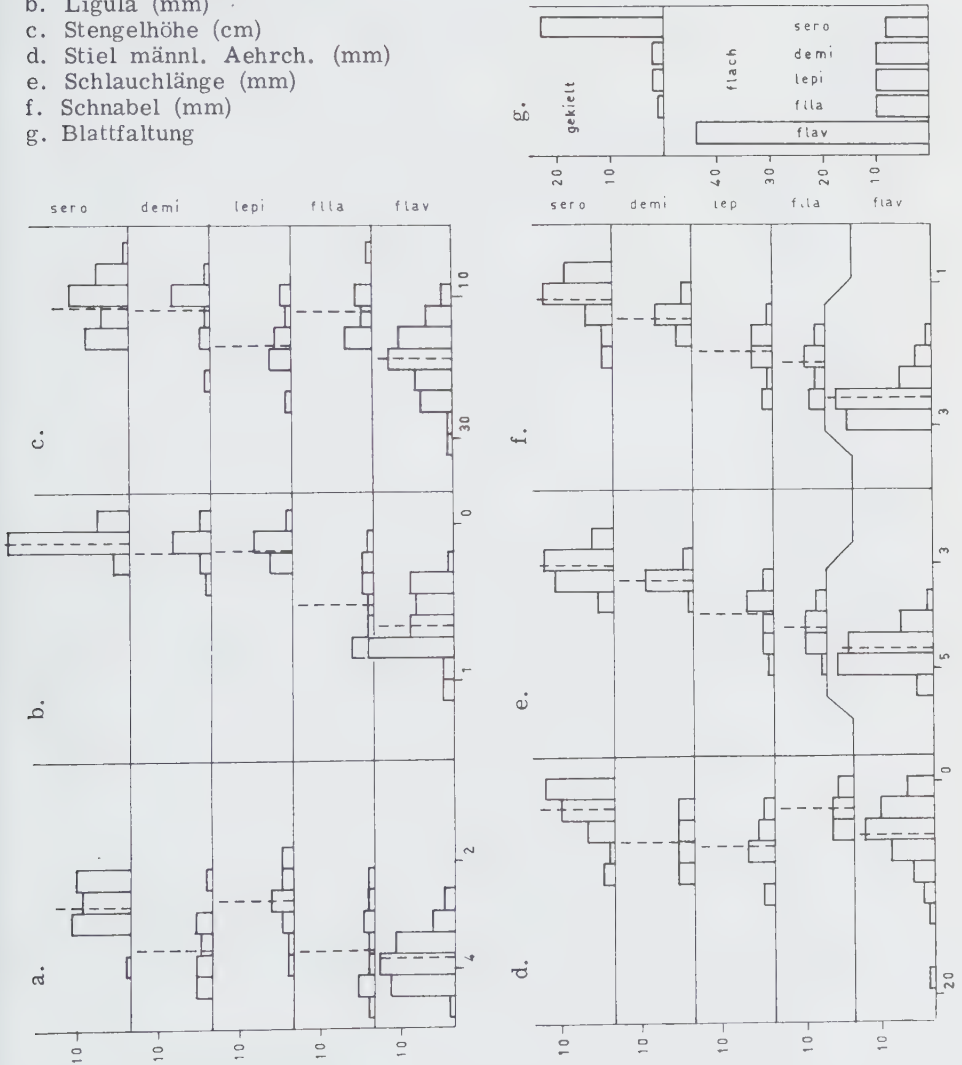
Irrtumswahrscheinlichkeiten: 5 % $\geq P > 1$ % : ein Zeichen

1 % $\geq P$: zwei Zeichen

f = C. flava fl = C. "flavella" l = C. lepidocarpa d = C. demissa s = C. serotina

Abbildung 5.1.17.: Häufigkeitsverteilungen ausgewählter Merkmale für die Arten der C. flava s.l. in Kultur

- a. Blattbreite (mm)
- b. Ligula (mm)
- c. Stengelhöhe (cm)
- d. Stiel männl. Aehrch. (mm)
- e. Schlauchlänge (mm)
- f. Schnabel (mm)
- g. Blattfaltung



Erklärungen:

Ordinate: Individuenzahl

— Mittelwert

flav = C. flava flila = C. "flavella" lepi = C. lepidocarpa demi = C. de-
missa sero = C. serotina

Tabelle 5.1.17.: Signifikanzen beim Vergleich der Populationen jeder Art in Kultur (BMDP-Programm 7D)

Merkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. flava + C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. serotina</u>
Blätter					
Breite	+	++		++	
Ligula	+	++	+	++	
Stengel					
Höhe	++ ¹	++		++	
Dicke	+ ¹	++ ¹			
männliches Aehrchen					
Länge					+
Stiel					
Tragblattlänge					+ ¹
Tragblattbreite	++	++	+		
weibliche Aehrchen					
Länge		+	+		
Schlauchlänge (N)	++ ¹	++ ¹	++		++
Schnabel (E + F)	++	++	++		++ ¹
Schlauchbreite (H)					++
Schlauchdicke (O)					+
Schnabelborsten	+	+			++
Populationen					
(vgl. Kap. 4.1.)	Rüte 2	Rüte 2	Disentis	Meis 2	Saignelégier 2
	Saignelégier 1	Saignelégier 1	Breil 1	Rehetobel	Wetzikon
	Menzingen	Menzingen	Filzbach 1	Novaggio	Kreuzlingen 2
	Amriswil 2	Amriswil 2			Erlach 2
	Schötz	Schötz			Benken 1
	Burgäsch	Burgäsch			Caslaro
	Regensdorf	Regensdorf			
	Nussbaumen	Nussbaumen			
	Kaltbrunn	Lauterbrunn 2			
		Alt-St. Johann			

¹ Hier wurde wegen ungleicher Varianzen der F-Wert von Welch benützt.

Irrtumswahrscheinlichkeiten: + : 5 % > P > 1 %

++ : 1 % > P

doch die Unterschiede in Kultur geringer als am natürlichen Standort. Interessanterweise wurden nicht die kleinen Pflanzen üppiger, sondern die grossen kümmerlicher. Es kann vorläufig nicht nachgewiesen werden, welchen Anteil Modifikation am Oekotypen C. "flavella" hat. Dagegen zeigt sich,

dass sich C. flava unter schlechten Umweltbedingungen zu C. "flavella"-Analogen modifizieren lässt (vgl. auch unten, S. 266).

Die C. lepidocarpa-Individuen von "Peist 2" wurden schon im Verpflanzungsjahr viel grösser als am natürlichen Standort (Kap. 3.1., S. 60). Obwohl sie nicht ausgemessen wurden, darf ich hier sagen, dass es sich um Modifikationen handelt. Die drei statistisch ausgewerteten Populationen von C. lepidocarpa unterscheiden sich in Kultur trotz geringer Stichprobengrösse in den klassifikatorisch bedeutsamsten Merkmalen "(N)", "(E+F)", "Ligula") signifikant. Das spricht dafür, dass bei dieser Art genetische Zufallsdrift in isolierten Populationen eine grosse Rolle spielen könnte.

Bei C. demissa können driftbedingte Unterschiede im vegetativen Bereich mit grosser Sicherheit nachgewiesen werden: Die Pflanzen von "Novaggio" sind im zweiten Jahr nach der Verpflanzung immer noch hoch signifikant verschieden von den von nördlich der Alpen stammenden Populationen.

Bei C. serotina ist die Variabilität zwischen Populationen im Blühhbereich stärker ausgeprägt als bei allen andern Arten. Gerade diese Merkmale sind aber besonders umweltkonstant. Eine lange unabhängige Entwicklung in zeitlich und örtlich beschränkten Populationen könnte bei C. serotina zu genetischer Differenzierung geführt haben. Als mögliche Varietäten in statu nascendi unterscheiden sich die Pflanzen von "Saignelégier 2" und von "Erlach 2" auch in Kultur besonders deutlich von den andern (vgl. S. 213, von "Breil 2" konnte leider kein Material berücksichtigt werden).

Unterschiede Kultur - natürlicher Standort:

Um den Einfluss der Kultivierung auf das Aussehen der Pflanzen festzustellen, verglich ich in t- und χ^2 -Testen (BMDP-Programme 3D, 1F) Sprosse jeder Art in Kultur mit solchen vom natürlichen Standort (Tab. 5.1.18.).

Wenn man die Resultate der einzelnen Arten miteinander vergleicht, fällt auf, dass sich C. flava eindeutig am wenigsten wohl fühlt in Kultur, gefolgt von der andern breitblättrigen Art, C. demissa. Die Wachstumsstörungen bei C. flava sind so stark, dass sie sich im Aussehen C. "flavella" nähert. Unter den schlechten Bedingungen verlieren die Populationen ihre

Tabelle 5.1.18.: Signifikanzen beim Vergleich "Kultur - natürlicher Standort" für jede Art (BMDP-Programme 3D, 1F)

Merkmal	<u>C. flava</u>	<u>C. "fla- vella"</u>	<u>C. lepto- carpa</u>	<u>C. demis- sa</u>	<u>C. sero- tina</u>	Test
Blätter						
Zahl	++				++ ++	t
Länge	++ ++		+ ++	++ ++	+ ++	t
Breite	+ +		--			t
Faltung						χ^2
Ligula						t
Hochblätter						
Ausbildung oberstes						χ^2
Länge oberstes	++			+		t
Stellung unterstes ¹	++/--		++//		/-/	χ^2
Stengel						
Krümmung				+		χ^2
Höhe	++ ++	+ ++	++ ++	++ ++	++	t
Dicke	+		-	++		t
Höhlung			++			χ^2
männliches Aehrchen						
Stellung	+					χ^2
Länge	++		+	+	--	t
Stiel	++		+	+		t
Tragblattlänge	+ +			-	--	t
Tragblattbreite	++ --	-	-			t
weibliche Aehrchen						
Zahl	+ +	-		++		t
Stellung	++					χ^2
Form		-	-			χ^2
Länge	++ ++			++		t
Breite	++			+		t
Schlauchlänge (N)	++	+		++		t
Schnabel (E + F)	+	++	-	+	--	t
(C)	++ ++			+		t
(D)	++ ++			+		t
(E)	++			++	+	t
(F)	+			--		t
Schlauchbreite (H)	+ ++	++ ++	++	++	+	t
(I)	++ ++	++	++	++	+	t
(L)	++					t
(M)	++			--	--	t
Schlauchdicke (O)	++	++	++	++	+	t
Schlauchauslauf (D - C)	++					t
Schlauchbasis (C / H)	++	--	--			t
Schnabelborsten						t

¹ abwärts/waagrecht/aufwärts

grosse Variabilität und werden bemerkenswert konstant. Wie bereits einleitend gesagt wurde ("Material und Methoden"), wäre es falsch, daraus den Schluss zu ziehen, C. flava sei genetisch wenig variabel. Zur sicheren Abklärung dieser Frage müsste die Kultivierungsmethode verbessert werden können.

Die schmalblättrigen, konkurrenzschwächsten Arten (C. lepidocarpa und C. serotina) gedeihen am besten in Kultur. C. serotina entwickelt sich auch bei Trockenheit und Hitze in Kultur ebenso gut wie am natürlichen Standort. Für sie ist anscheinend fehlende Konkurrenz allein entscheidend.

Ausser bei C. flava und teilweise bei C. demissa bleibt die Variabilität der Arten in Kultur fast in ihrem vollen Ausmasse erhalten. Dies bestätigt, dass die Variabilität genetische Ursachen haben muss.

5.1.2.2. Merkmalskomplexe

Häufig richtet sich das Interesse bei einer Faktoranalyse darauf, Merkmalskomplexe zu finden, die Ausdruck gekoppelter Vererbung sind. Die Ansicht, korrelierte Merkmale könnten weniger umweltabhängig sein als unkorrelierte, mag teilweise berechtigt sein. Dennoch ist es angebracht, auch zu untersuchen, wie stabil Merkmalskomplexe in Kultur sind.

Ich verwendete wiederum die Form der Hauptkomponenten-Faktoranalyse (BMDP-Programm 4M), um Merkmalskomplexe bei den kultivierten Pflanzen nachzuweisen. In Tabelle 5.1.19. ist die Zusammensetzung der ersten 6 von insgesamt 9 extrahierten Faktoren angegeben. (Die entsprechenden Resultate für die Pflanzen von natürlichen Standorten sind in Tabelle 5.1.7., S. 222 zu finden.)

Die Ergebnisse sind eindrucklich. In Kultur lassen sich die gleichen Merk-

Erklärungen zu Tabelle 5.1.18.:

Pluszeichen geben an, dass am natürlichen Standort signifikant höhere Werte erreicht werden als in Kultur, Minuszeichen umgekehrt; links Vergleich der Varianzen, rechts Vergleich der Mittelwerte ("separate variances" beim t-Test) und Unterschiede im χ^2 -Test (aus Kontingenztabellen).

Irrtumswahrscheinlichkeiten: 5 % $\geq P > 1$ % : ein Zeichen
1 % $\geq P$: zwei Zeichen

Tabelle 5.1.19.: Merkmalskomplexe bei C. flava s.l. in Kultur

Merkmal	1. Faktor Schlauch- länge	2. Faktor Blüten- stand	3. Faktor Länge d. "aufge- blasen." Schl. teils	4. Faktor Schlauch- breite	5. Faktor Schlauch-Grösse	6. Faktor Blatt- u. Stengel- breite	Artunterschiede positiv ← → negativ Faktorwerte
Schnabel (E + F)	+++			+			} <u>C. flava</u> <u>C. "flavella"</u> <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. demissa</u> <u>C. serotina</u>
Breite weibl. Aehrch.	+++		+		+		
Schlauchlänge (N)	+++		+		+		
(M)	+++						
Schnabelborsten	+++				+		
Blattfaltung	---						
Ligula	+++				+	+	
Länge weibl. Aehrch.	+++		+		+		} ← <u>C. flava</u> <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. "flavella"</u> <u>C. demissa</u> <u>C. serotina</u>
Stiel männl. Aehrch.		+++					
Länge oberstes Hochb.	++	+++					
Stellung weibl. Aehrch.		+++					
Ausbildg. oberst. Hochb.	++	+++					
Zahl weibl. Aehrch.	-	---				++	
(C)	+		+++				
(D)	+		+++				} (keine deutlichen Artunterschiede)
(L)			+++				
Schlauchdicke (O)			+	+++			
Schlauchbreite (H)	++		+	+++			} <u>C. flava</u> <u>C. lepidocarpa</u> <u>C. "flavella"</u> <u>C. demissa</u> <u>C. serotina</u>
(I)	++			+++			
Blattlänge					+++		
Stengelhöhe	+	+			+++		} (keine deutlichen Artunterschiede)
Stengeldicke						+++	
Blattbreite	++			+		+++	
Stellg. unterst. Hochb. ¹						+++	} ← <u>C. flava</u> <u>C. lepidocarpa</u> ← <u>C. "flavella"</u> <u>C. demissa</u> ← <u>C. serotina</u>
Form weibl. Aehrch.							
Länge männl. Aehrch.	+	+			+		
Blattzahl							
Tragb. lge männl. Aehrch.	-						
Stellg. unterst. Hochb. ¹							
Stengelhöhlung	--		+		+		
Stellung männl. Aehrch.			++	-		-	
Tragb. br. männl. Aehrch.		+	+		-		
Stengelkrümmung	-			+	-		
‰ Gesamtvariabilität	20.4	10.2	9.5	7.1	7.1	6.7	

¹ zur Vermeidung einer singulären Korrelationsmatrix nur Teilmerkmale "waagrecht" und "abwärts" verwendet

malskomplexe noch prägnanter erkennen als am natürlichen Standort. Im vegetativen Bereich tritt neben dem bereits bekannten Faktor "Breitenmerkmale von Blatt und Stengel" zusätzlich ein Grössen-Faktor auf. Sehr stabil ist neben dem Faktor "Breitenmerkmale von Blatt und Stengel" noch der Faktor "Blütenstand". Dagegen werden die Schwierigkeiten beim Aufteilen der Gesamtvariabilität der Fruchtschläuche bestätigt: Es müssen drei Faktoren zur Erklärung beigezogen werden, die nicht völlig mit den drei auf Seite 221 beschriebenen übereinstimmen.

Es bestätigt sich, dass die Merkmalskomplexe, welche in der vorliegenden Arbeit für C. flava s.l. beschrieben wurden, wenig abhängig von Umwelteinflüssen sind. Sie müssen genetisch und/oder entwicklungsphysiologisch einheitlich sein. Die ersten sechs Faktoren erklären über 60 % der Gesamtvariabilität in Kultur. Wie bei Pflanzen am natürlichen Standort kann fast alle zwischenartliche Variabilität auf sie zurückgeführt werden. Die Arten lassen sich mit ihnen ebenfalls gleich gruppieren.

Zusammengefasst lässt sich folgendes sagen: C. flava/C. "flavella", C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina sind auch in Kultur grössen- und formverschieden und erreichen damit eindeutig den taxonomischen Rang von Arten. Die theoretische Ueberlegung, dass korrelierte Merkmale umweltskonstanter sein müssen als unkorrelierte, findet am Beispiel C. flava s.l. eine schöne Bestätigung.

5.1.2.3. Klassifikation

"Objektive" Klassifikation:

Ich machte nur zwei Clusteranalysen mit Distanzmassen für die kultivierten Pflanzen. C. flava/C. "flavella" werden nahezu vollständig von den übrigen Arten getrennt. Einzig die Pflanzen von "Breil 1" und eine von "Rammingen" mischen sich unter C. flava/C. "flavella". Sie waren am natürlichen Standort überschwemmt und noch nicht von C. lepidocarpa-Rückkreuzungen zu

Erklärungen zu Tabelle 5.1.19.:

Faktorladungen:	≤ -0.600	---	0.250 bis 0.424	+
	-0.599 bis -0.425	--	0.425 bis 0.599	++
	-0.424 bis -0.250	-	≥ 0.600	+++

unterscheiden. In Kultur konnten sie erst aufgrund von Meiosebildern scheinbar eindeutig zu C. lepidocarpa gestellt werden. Die Mehrzahl der C. serotina-Sprosse bilden einen eigenen Cluster. Er zeigt grosse Ähnlichkeit zum Cluster von C. lepidocarpa und C. demissa, in dem sich vor allem auch noch alle C. serotina-Sprosse von "Saignelégier 2" befinden. Die beiden Dendrogramme sind den mit gleichen Techniken im Unterkapitel 5.1.1. erzielten durchaus vergleichbar.

"Subjektive" Klassifikation:

Wie bei der anatomischen Untersuchung (Unterkap. 5.1.1.3.) besteht ein starkes Ungleichgewicht der Stichprobengrößen für die einzelnen Arten. Trotzdem liefern Diskriminanzanalysen mit allen Merkmalen sinnvolle Resultate. Nach 9 Diskriminanzschritten werden 82 % aller fünf Arten "richtig" bestimmt, C. "flavella" am schlechtesten, C. lepidocarpa und C. demissa am besten. Wenn C. flava und C. "flavella" zusammengenommen werden, können nach gleichviel Schritten gar 90 % aller Pflanzen ihren a priori-Gruppen zugeordnet werden. Die restlichen 10 % fielen bereits am natürlichen Standort durch ungewöhnliches Aussehen auf. Die drei bestdiskriminierenden Merkmale bleiben auch in Kultur "Schlauchlänge (N)", "Schnabel (E+F)" und "Ligula". Die "Blattbreite" ist immer noch ein klassifikatorisch wertvolles Merkmal, aber nicht mehr in gleichem Masse wie am natürlichen Standort.

Viel stärker als die Berechnung neuer Klassifikationsfunktionen interessiert nun aber, wie die kultivierten Pflanzen durch die am natürlichen Standort wachsenden (d.h. durch die entsprechenden "alten" Klassifikationsfunktionen) bestimmt werden. Die Resultate sind in Tabelle 5.1.20. aufgeführt.

Es zeigt sich, dass die Feststellung, C. flava sei unter den schlechten Umweltbedingungen in Kultur zu C. "flavella" modifiziert worden, richtig war. Ob die echten C. "flavella"-Pflanzen an ihren natürlichen Standorten auch nur C. flava-Modifikationen darstellen, ist damit keineswegs bewiesen, sondern nur als Möglichkeit nicht auszuschliessen. Gegen diese Möglichkeit sprechen verschiedene Gründe:

1. So wie C. flava zu C. "flavella"-Analogen modifiziert wird, so wird in Kultur C. "flavella" ihrerseits zu "Ueber"-C. "flavella" modifiziert. In

Tabelle 5.1.20.: Anzahl Pflanzen, die den fünf Arten a posteriori zugeordnet werden (Zeilen: a priori-Arten); "jackknifed classification" (BMDP-Programm 7M, 16 Diskriminanzschritte)

Art	%-Anteil "richtig" bestimmt	<u>C. flava</u>	<u>C. "flavella"</u>	<u>C. lepidocarpa</u>	<u>C. demissa</u>	<u>C. serotina</u>
Pflanzen am natürlichen Standort (bestimmende Gruppen):						
<u>C. flava</u>	81.8	63	10	4	0	0
<u>C. "flavella"</u>	87.3	6	48	1	0	0
<u>C. lepidocarpa</u>	96.9	0	1	31	0	0
<u>C. demissa</u>	93.2	0	0	1	55	3
<u>C. serotina</u>	92.4	0	0	3	4	85
Pflanzen in Kultur (zu bestimmende Gruppen):						
<u>C. flava</u>	29.5	13	29	2	0	0
<u>C. "flavella"</u>	72.7	2	8	0	1	0
<u>C. lepidocarpa</u>	75.0	0	2	9	0	1
<u>C. demissa</u>	100.0	0	0	0	12	0
<u>C. serotina</u>	77.4	0	1	1	5	24
Total	81.9	84	99	52	77	113

Abbildung 5.1.17. ist dies daran zu sehen, dass die Mittelpunkte beider Gruppen um eine gleiche Distanz in Richtung zu den andern Arten hin verschoben sind.

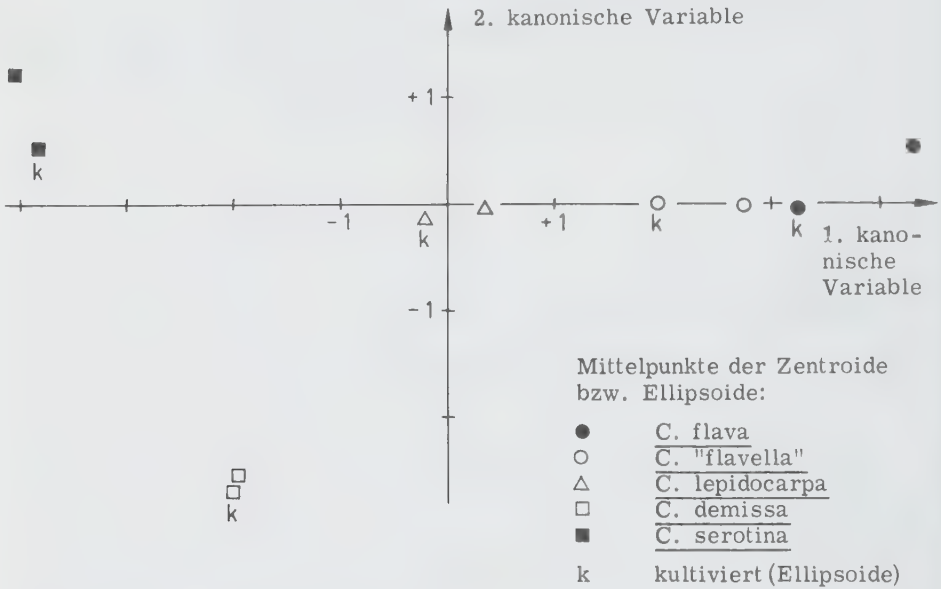
2. C. flava und C. "flavella" unterscheiden sich in Kultur immer noch stärker als verschiedene Populationen ein und derselben Art.

3. Wird C. "flavella" an natürliche Tiefland-Standorte von C. flava verpflanzt, so entwickelt sie sich kaum üppiger als in Gebirgslage oder geht sogar zugrunde (vgl. nächstes Unterkap., S. 270).

Die beiden Arten C. lepidocarpa und C. demissa können in Kultur gut bestimmt werden. Ausnahmen bilden zwei C. lepidocarpa-Individuen von "Breil 1" und eines von "Disentis".

Bei C. serotina verschiebt sich der Gruppen-Mittelpunkt (Abb. 5.1.17.) mäßig. Sie bleibt auch in Kultur klar von den übrigen Arten getrennt. Pflanzen

Abbildung 5.1.17.: Diskriminanzanalyse mit den Arten der C. flava s.l. am natürlichen Standort als bestimmenden und den kultivierten Arten als zu bestimmende Gruppen (gleiche Analyse wie in Tab. 5.1.20.)



von "Saignelégier 2", "Wetzikon" und "Caslano" werden nicht immer C. serotina zugeordnet.

Zusammenfassung

Die Variabilität von C. flava s.l. ist in Kultur geringer als am natürlichen Standort. Hauptsächlich ist dies auf die schlechten Bedingungen in Kultur zurückzuführen. Die Unterschiede zwischen Arten sind genetisch bedingt, ebenso ein grosser Teil der innerartlichen Variabilitäten. Die gleichen Merkmale, die am natürlichen Standort als klassifikatorisch wertvoll bezeichnet werden können, sind es auch in Kultur.

Insgesamt treten in Kultur keine neuen Aspekte zur Biologie von C. flava s.l. auf, wenn man davon absieht, dass C. flava sich C. "flavella" nähert. Die taxonomische Gliederung der Artengruppe in die vier Arten C. flava, C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina und der Status von C. "flavella", nämlich als C. flava var. alpina, werden bestätigt.

5.1.3. Verpflanzungsexperimente in der Natur

Material und Methoden

Im Sommer 1977 verpflanzte ich mehrere Rasenziegel mit C. flava s.l. - Arten vom Gebirge ins Tiefland und umgekehrt. Sie wurden bei jedem Besuch der Standorte genau beobachtet. Im Sommer 1979 sammelte ich Sprosse davon, die nachher zum grossen Teil auch ausgemessen wurden. Untersucht wurden die gleichen morphologischen Merkmale wie bei kultivierten Pflanzen.

5.1.3.1. Feldbuchnotizen

Die meisten Stöcke wuchsen am neuen Standort gut ein und schienen sich nach einem Jahr ausser bezüglich Blühfreudigkeit gut angepasst zu haben. Im zweiten Jahr hielt dieser Trend aber nicht an, einige Verpflanzte wirkten geschwächt, andere waren sogar eingegangen. Viele blieben vegetativ, weitere bildeten nur weibliche Aehrchen (nach "Peist 1" verpflanzte C. flava und C. "flavella").

Diejenigen, welche sich normal entwickelten, liessen sich nach zwei Jahren an jedem Standort noch gut von den "Einheimischen" unterscheiden. Einzig die von "Peist 2" nach "Kreuzlingen" verpflanzten C. lepidocarpa passten sich oberflächlich betrachtet auch morphologisch der neuen Situation völlig an. Das würde beweisen, dass es sich in "Peist 2" um reine Modifikationen handelt.

5.1.3.2. Variabilität verpflanzter Sprosse

Material und Methoden:

Was sich in den Feldbuchnotizen abzeichnen begann, wollte ich statistisch nachweisen. In Tabelle 5.1.21. sind Verpflanzungsexperimente erwähnt, welche entsprechend ausgewertet wurden. Hauptsächlich verglich ich in t-Testen (BMDP-Programm 3D) Verpflanzte mit den Populationen am Herkunfts- bzw. Verpflanzungsort.

C. flava/C. "flavella":

Hauptzweck der Verpflanzungsexperimente war die Abklärung des Status' von

Tabelle 5.1.21.: Statistisch ausgewertete Verpflanzungsexperimente mit C. flava s.l.

Art	Herkunftsort (Höhe ü. M. in m)	Anzahl ausge- messene Indi- viduen	Verpflanzungsort (Höhe ü. M. in m)
<u>C. flava</u>	Saignelégier 1 (1000)	5	Kaltbrunn (410)
	Amriswil 2 (515)	1	Peist 1 (1920)
	Schötz (500)	1	Saignelégier 1 (1000)
	Burgäsch (465)	1	Saignelégier 1 (1000)
	Kaltbrunn (410)	3 ¹	Peist 1 (1920)
	Kaltbrunn (410)	2 ¹	Alt-St. -Johann (1310)
<u>C. "flavella"</u>	Kerns (1910)	5	Alt-St. -Johann (1310)
	Lauterbrunnen 2 (1525)	5	Kaltbrunn (410)
	Alt-St. -Johann (1310)	2	Kreuzlingen (500)
<u>C. lepidocarpa</u>	Peist 2 (1910)	5 ²	Kreuzlingen (500)
<u>C. serotina</u>	Breil 2 (800)	5	Peist 1 (1920)
	Breil 2 (800)	2	Rüte 1 (1160)
	Erlach 2 (430)	3	Kerns (1910)

¹ kryptische Rückkreuzungen

² 5 Sprosse von 4 Individuen

C. "flavella". Im Unterkapitel 5.1.1. wurde gezeigt, dass C. flava/C. "flavella" eine Höhenstufen-Topocline bilden, der ein Klimagradient zugrunde liegt, und dass C. "flavella" als Oekotyp von C. flava anzusehen ist. Beides wird durch die Verpflanzungsexperimente bestätigt.

Alle in tiefere Lagen verpflanzten C. "flavella"-Stöcke unterscheiden sich nach zwei Jahren immer noch deutlich von C. flava. Trotzdem erreichen zum Beispiel die Pflanzen von "Lauterbrunnen 2" in "Kaltbrunn" in fast allen Merkmalen höhere (selten signifikant höhere) Werte als am Herkunftsort. C. "flavella" passt sich nicht nur phänotypisch, sondern in starkem Masse genotypisch den harten Bedingungen des Gebirgsklimas an. Die genetische Anpassung geht so weit, dass sie in der "besseren" Umwelt der C. flava-Tiefeland-Standorte teilweise nicht mehr überleben kann (C. "flavella" aus "Kerns" in "Amriswil 2" und "Kreuzlingen").

Wird C. flava von tiefen in hohe Lagen versetzt, so treten Wachstumsstö-

rungen auf und die Pflanzen nähern sich morphologisch C. "flavella". Mit Klassifikationsfunktionen (Diskriminanzanalyse) werden sie dann teilweise als C. "flavella" bestimmt. Die gleichen umweltbedingten Veränderungen traten bei C. flava auch (unter schlechten Bedingungen) in Kultur auf (Unterkap. 5.1.2.).

C. lepidocarpa und C. serotina

Bei C. lepidocarpa geht es um die Frage, ob die Population in "Peist 2" auch statistisch gesehen eine reine Modifikation ist. Leider lässt sich das nicht vollumfänglich bestätigen. Zwar erreichen die Pflanzen in "Kreuzlingen", zwei Jahre nach ihrer Verpflanzung, bei fast allen Merkmalen höhere Werte, die Unterschiede sind aber nur bei wenigen (immerhin klassifikatorisch besonders bedeutungsvollen) signifikant. Im Vergleich mit C. "flavella" als einem Oekotypen von C. flava können die C. lepidocarpa-Individuen von "Peist 2" als Modifikationen von C. lepidocarpa bezeichnet werden, obwohl man nicht ausschliessen darf, dass auch bei ihnen gewisse Anpassungerscheinungen genetisch fixiert sein könnten.

C. serotina fand ich nie in Lagen über 1000 m Meereshöhe. Trotzdem scheint sie auch dort zu gedeihen, wie die Verpflanzungsexperimente zeigen. Die Pflanzen werden aber in mehreren Merkmalen, vor allem solchen des vegetativen Bereichs, signifikant kleiner.

Alle untersuchten Arten der C. flava s.l. erreichen in hohen Lagen eine geringere allgemeine Grösse als in Tieflagen. Nur bei der häufigsten Art in der Schweiz hat sich aber daraus eine Cline entwickelt: C. flava/C. "flavella". Davies (1953 b) beschreibt eine ähnliche clinale Differenzierung von C. lepidocarpa in Grossbritannien. Dort ist C. flava sehr selten, C. lepidocarpa und C. demissa dagegen häufig.

Zusammenfassung

Umfassende quantitative Variabilitätsstudien an rangtiefen taxonomischen Einheiten werden selten unternommen. Häufig interessiert man sich nur für Teilaspekte, wie etwa die Aenderungen ausgewählter Merkmale unter

der Wirkung ausgewählter ökologischer Faktoren. In neuerer Zeit scheint sich aber ein Trend zugunsten der Verwendung multivariater Methoden und einer ganzheitlichen quantitativen Erfassung von Variabilität abzuzeichnen. Es kommt nicht von ungefähr, dass zum Beispiel gerade einige Arten der Gattung Cannabis sehr intensiv in dieser Weise untersucht worden sind (Small, Jul & Lefkovitch (1976)): Bei Drogenpflanzen interessieren sich ausser Botanikern auch kriminalistische Instanzen für eine möglichst objektive Beschreibung und Klassifikation.

Die vorliegenden Untersuchungen ergeben bei C. flava s.l. das Bild eines Taxons mit grosser Variabilität zwischen Arten und Populationen und im Vergleich dazu geringer Variabilität in Populationen. Das Umgekehrte gilt beispielsweise für die erwähnten Cannabis-Arten oder für Athyrium filix-femina (L.) Roth. (Schneller, mündliche Mitteilung (1979)). Offenbar sind diese zwei alternativen Möglichkeiten ein wichtiges biologisches Merkmal von Arten und Artengruppen. Es liegt nahe, sie mit den Begriffen r- und K-Selektion in Verbindung zu bringen. Lässt sich der Nachweis erbringen, dass innerhalb der Artengruppe C. flava s.l. mit zunehmender r-Strategie die Variabilität zwischen Populationen zu- und die in Populationen abnimmt?

Die zwischenartliche Variabilität der C. flava s.l. kann man in ökologisch bedeutungsvollere und weniger bedeutungsvolle trennen. Ökologisch bedeutungsvoll sind die evolutiven Divergenzen im vegetativen Bereich. Einerseits erhielten (C. flava/C. "flavella") und entwickelten (C. demissa) sich breitblättrige, mässig konkurrenzstarke Arten, andererseits führte verschiedene starke r-Selektion zu schmalblättrigen, mässig (C. lepidocarpa) bis extrem (C. serotina) konkurrenzschwachen Arten. Alle Arten ausser C. flava sind in Anpassung an extreme Bedingungen mehr oder weniger stark neoten geworden. Sie müssen in kurzer Zeit einen ganzen Spross-Lebenszyklus durchlaufen und mit der Bildung von Früchten abschliessen. Auch diese Entwicklung ist ausser bei C. "flavella" eine Folge von r-Selektion. (Bei C. "flavella" handelt es sich nur um eine klimatische Anpassung, wogegen bei den andern ökologische Standortseinflüsse ausschlaggebend sind.) Verschiedene Gründe sprechen dafür, dass die (geringe) K-Strategie von C. flava/C. "flavella" als konservativ, die r-Strategie der andern Arten als abgeleitet zu betrachten ist. C. serotina zeigt die r-Strategie in reinsten Form.

Sie hat den weitesten evolutiven Weg im kladistischen Sinne zurückgelegt. Während die genannten Unterschiede adaptiv sind, kann für die grossen Artunterschiede im Blühbereich keine ökologische Erklärung gefunden werden. Anscheinend unterliegen die entsprechenden Merkmale einem weit geringeren Selektionsdruck. Die Einschränkung des Genflusses zwischen Arten, kurze Generationsdauer, sowie möglicherweise gelegentlich stark reduzierte Gesamtpopulationen der Arten konnten dennoch zu grosser evolutiver Divergenz durch genetische Zufallsdrift führen. Da es sich hierbei um keinen gerichteten Vorgang handelt, lassen sich die Arten mit diesen Merkmalen nicht in gleicher Weise ordnen wie mit den ökologisch wichtigen Merkmalen. Aus dem selben Grund lassen sie sich ihrerseits nicht in einem Faktor zusammenfassen. Die driftbedingten Artunterschiede in der C. flava-Gruppe sind aber so gross, dass sie vom Taxonomen, der nur an einer möglichst sicheren Klassifikation interessiert ist, vorrangig beachtet werden. Eine entsprechende Klassifikation wird normalerweise in der Literatur angeboten. Dabei werden die beiden Gruppen C. flava/C. "flavella"/C. lepidocarpa und C. demissa/C. serotina gebildet.

Bei den C. flava s.l.-Arten im einzelnen scheint mit zunehmender r-Strategie tatsächlich die Variabilität zwischen Populationen zuzunehmen und die Variabilität in Populationen abzunehmen. Dies gilt jedenfalls für die beiden Extreme C. flava/C. "flavella" und C. serotina. Für die andern zwei Arten können aufgrund der wenigen Daten vorläufig nur Vermutungen aufgestellt werden.

C. flava/C. "flavella" bilden die häufigste Art der Gruppe in der Schweiz. Der Genfluss zwischen ihren Populationen ist grösser und die Populationen selbst sind individuenreicher als bei den übrigen Arten. Bei C. flava/C. "flavella" spielt genetische Zufallsdrift somit die geringste Rolle. Darum konnte es zu einer clinalen Differenzierung unter den selektiven klimatischen Bedingungen verschiedener Höhenstufen kommen. C. "flavella" ist nichts anderes als das eine Extrem dieser Höhenstufen-Topocline. Vernachlässigt man die vermittelnden Sippen, so kann man sie als Oekotyp bezeichnen. Der korrekte Name des Taxons ist C. flava var. alpina.

C. lepidocarpa ist in der Schweiz die seltenste Art der Gruppe. In ihren

stark isolierten Populationen muss genetische Zufallsdrift von grosser Bedeutung sein. Andererseits bildet sie in Grossbritannien, wo sie häufig ist, eine ähnliche Topocline wie C. flava/C. "flavella" in der Schweiz. Grosse driftbedingte Unterschiede zwischen Populationen sind also kein artspezifisches Merkmal von C. lepidocarpa und können nicht in Beziehung zu r-Strategie gebracht werden. Wie früher bereits erwähnt wurde, muss C. lepidocarpa nach den Resultaten der vorliegenden Untersuchungen als schlechter r-Strategie bezeichnet werden. Möglicherweise findet sie aber ausserhalb des bearbeiteten geographischen Gebietes eher Standorte, die ihren hohen Anforderungen genügen.

C. demissa ist populationsbiologisch C. flava/C. "flavella" wohl am ähnlichsten. Nur die stark isolierten Populationen südlich der Alpen haben offenbar eine längere unabhängige evolutive Entwicklung durchgemacht, in der genetische Zufallsdrift, möglicherweise in Form des Gründerprinzips, entscheidend mitbeteiligt war. Genauere Angaben zu C. demissa können noch nicht gegeben werden, da ihre Verbreitung nur sehr lückenhaft bekannt ist und wenig Untersuchungsmaterial zusammengetragen werden konnte.

C. serotina zeigt unter dem Druck der r-Selektion die grössten innerartlichen Divergenzen. In ihrem stark zersplitterten Areal ist Genfluss stark eingeschränkt. Ihre Populationen bleiben stets klein und sind zudem, gemessen an anderen Carex-Arten, kurzlebig. Als typische Pionierpflanze hat sie die Fähigkeit, rasch an neuen Standorten Fuss zu fassen. Dabei genügen wenige Samen, im Extremfall gar ein einziger, zur Neubildung einer Population. Bei C. serotina werden alle drei Formen von genetischer Zufallsdrift, die in der Einleitung erklärt wurden, populationsbiologisch begünstigt. Driftbedingte Aenderungen müssten jedes "vernünftige" Mass überschreiten, wären die C. serotina-Populationen auf ihren extremen Standorten nicht gleichzeitig der härtesten Selektion unterworfen. Starke genetische Zufallsdrift und grosser Selektionsdruck führen also zu den raschen evolutionen Differenzierungen bei C. serotina. Produkte davon sind zum Beispiel die in der Schweiz nicht vorkommende subsp. pulchella und die untersuchten Populationen von "Saignelégier 2", "Erlach 2" und "Breil 2".

Die Resultate in dieser Arbeit wurden an einer beschränkten Anzahl Populationen aus einem kleinen Teilareal von C. flava s.l. gewonnen. Es ist zu

erwarten, dass bei einer Ausdehnung der Beobachtungen auf das gesamte Areal der Artengruppe Populationen gefunden würden, die sich keinem der fünf Taxa zuordnen liessen. Viele Populationen sind so stark isoliert, dass sie die Chance haben, sich zu eigenen Varietäten oder Unterarten, womöglich gar Arten zu entwickeln. Das ist geradezu das biologische Hauptmerkmal von C. flava s.l. Es ist bei ihr kohärent mit der Eigenschaft der r-Strategie und entsprechend am stärksten ausgeprägt bei C. serotina. Am schwächsten ist es bei C. flava ausgeprägt, der Art, welche sich noch am wenigsten von der K-Strategie entfernt hat.

5.2. KARYOLOGIE

Uebersicht über frühere Arbeiten

Cyperaceae und Juncaceae stehen im ganzen Pflanzenreich einmalig da, was ihr diffuses Zentromer betrifft. Da die Spindelfasern in der Metaphase an mehreren Stellen jedes Chromosoms gleichzeitig ansetzen, können auch Chromosomenbruchstücke in die Tochterzellen gelangen. Dies führt dann dazu, dass sich bei konstanter Chromosomengesamtmasse die Anzahl Einheiten leicht erhöht, ohne die Fertilität der Pflanzen zu beeinflussen. Tatsächlich haben die Carex-Arten mit wenig Chromosomen zugleich die grössten Chromosomen (Heilborn (1924)). Heilborn (1924, 1939) betont aber, dass Fragmentation nicht der einzige Prozess sein konnte, der die lange aneuploide Reihe von $n = 6$ bis $n = 56$ entstehen liess; ebenso mussten "non-disjunction", Fusion und Translokation eine bedeutende Rolle spielen. Nach Heilborn (1924, 1939) und Wahl (1940) entstand diese aneuploide Reihe sekundär aus einer primär euploiden mit der wahrscheinlichsten Grundzahl $x = 7$.

Polyploidie ist innerhalb Carex-Arten sehr selten. Beispiele sind C. siderosticta Hance mit $n = 12, 24$ (Tanaka (1940)), C. humilis Leyser mit $n = 18, 36$ (Davies (1956 a)), C. multiflora Ohwi mit $n = 15, 30$ und C. stenantha

Franch. & Sav. mit $n = 17, 34$ (Okuno (1940)). In der C.-Sektion Acutae fand Faulkner (1972) eine tetraploide und fünf triploide Pflanzen.

Neben der Aneuploidie unterscheidet sich Carex durch zwei weitere zytologische Eigenschaften von den meisten andern Pflanzen:

1. Postreduktion. Wahl (1940) konnte beobachten, dass Heterokinese nur in Anaphase II stattfindet und schloss daraus auf Postreduktion.
2. Drei Mikrosporen jeder Pollentetrade gehen zugrunde. Heilborn (1939) begründete damit das Fehlen von Allopolyploidie. Andererseits müssen aber, wenn auch sehr selten, ab und zu doch unreduzierte Pollenkörner aus tetraploiden Pollenmutterzellen entstehen (Faulkner (1972)).

Die Arten der C. flava s.l. bilden selbst eine kurze aneuploide Reihe von $n = 29$ bis $n = 35$. Die Zahlen aus der Literatur sind in Tabelle 5.2.1. wiedergegeben. (Leider konnte ich viele Individuen, an denen die Zahlen gewonnen wurden, nicht auf ihre richtige Bestimmung hin überprüfen. Ich sah nur das Material von Dietrich und einen Teil desjenigen von Davies.)

Material und Methoden

Alle eigenen Chromosomenuntersuchungen wurden an Pflanzen bekannter Herkunft durchgeführt. 1975 sammelte und fixierte ich Antheren direkt am natürlichen Standort im "Neuweiher". Von den Standorten der Untersuchungen seit 1977 (inkl. "Neuweiher") verpflanzte ich Stöcke im Jahre 1978 in den Versuchsgarten (Unterkap. 1.4.2.), wo ich dann später männliche Aehrchen einsammelte und fixierte. Ein kleiner Teil des Materials stammte von Pflanzen, die aus Samen von den natürlichen Standorten aufgezogen worden waren. Nach wenig ermunternden Angaben in den meisten bisherigen Arbeiten wurde die Präparation von Wurzelspitzen nicht versucht.

Die männlichen Aehrchen müssen bei ihrem Erscheinen, wenn die Antheren noch weiss und die Tragblätter weissgrün sind, gesammelt werden. Als Fixiermittel eignen sich Carnoy (Alkohol 92 % - Eisessig - Chloroform 6 : 3 : 1) oder ein Gemisch Alkohol 96 % - Eisessig von 3 : 1. Das Material kann bereits nach einigen Stunden untersucht werden. Bei Zimmertemperatur hält es länger als eine Woche und in der Tiefkühltruhe mehrere Monate.

Tabelle 5.2.1.: Chromosomenzahlen von C. flava s.l. aus der Literatur

Art	haploide Chromosomenzahl	Herkunft	Autor
<u>C. flava</u>	29	?	Tanaka in Tischler (1950)
	30	Schweden	Heilborn (1939)
	30	New York	Wahl (1940)
	30	Grossbritannien, Graubünden, Dolomiten	Davies (1955, 1956 a)
	30	Island	Löve & Löve (1956)
	30	Kanada	Moore & Calder (1964)
	30	Oberbayern	Dietrich in Löve (1972)
	30	Ostfrankreich	Crétin & Bidault (1974)
	33	Ostfrankreich	Crétin & Bidault (1974)
<u>C. "flavella"</u>	30	Bayern, Dolomiten, Jugoslawien	Dietrich (1964 und in Löve (1972))
<u>C. lepidocarpa</u>	29	?	Tanaka in Tischler (1950)
	34	Schweden	Heilborn (1924)
	34	Grossbritannien, Schweden, Graubünden	Davies (1955, 1956 a)
	34	Oberbayern	Dietrich in Löve (1972) ¹
	36	Südostfrankreich	Dietrich in Löve (1974)
<u>C. demissa</u>	35	Grossbritannien, Frankreich	Davies (1955, 1956 a)
	35	Unterfranken	Dietrich in Löve (1972)
<u>C. serotina</u>	30	Ostfrankreich	Crétin & Bidault (1974)
	33	Ostfrankreich	Crétin & Bidault (1974)
	34	Burgenland	Dietrich in Löve (1972)
	35	?	Tanaka in Tischler (1950)
	35	Grossbritannien, Irland, Schweden	Davies (1955, 1956 a)
	35	Island	Löve & Löve (1956)
	35	Ostfrankreich	Crétin & Bidault (1974)

¹ Löve (1974) zitiert offenbar dieselbe Pflanze auch mit $2n = 67$. Die dem Herbarbeleg beigelegte Meiosezeichnung zeigt 32 Bi- und 1 Trivalent.

Die Antheren wurden auf einem Objektträger herauspräpariert und in Karmin-Essigsäure mit nicht-rostfreien Werkzeugen zerkleinert. Dadurch erübrigt sich die Zugabe von Eisenalaun oder Eisenacetat (wie bei Davies (1953 a) und Faulkner (1972)). Das Präparat wurde dann mit aufgelegtem Deckglas kurz erhitzt und mit dem Daumen gequetscht. Zur Untersuchung eignen sich Metaphase I und Pollenkornmitose. Fast ebenso häufig findet man Prophasen (vor allem Diakinese) und Metaphasen II; beide lassen aber nur sehr selten eine Chromosomenzählung zu.¹

Ich verwendete ein Wild-Phasenkontrast-Mikroskop (M 20) mit Zeichnungsapparat und ein Zeiss-Photomikroskop. Photos und Zeichnungen wurden nur von einem kleinen Prozentsatz aller untersuchten Platten gemacht. Meist begnügte ich mich mit der Bestimmung der Anzahl Bivalente (Metaphase I) bzw. Chromosomen (Pollenkornmitose). Normalerweise zählte ich pro Pflanze zwischen 10 und 20 Zellen aus.

Da Versuche mit der Herstellung von Dauerpräparaten schlechte Ergebnisse lieferten - Chromosomen "entquellen" und Plasma wird angefärbt (Abb. 5.2.4.r., 5.2.7.u.)² - wurde darauf im weiteren Verlauf der Untersuchungen verzichtet. Von jedem Individuum, dessen Chromosomenzahl bestimmt wurde, liegt ein Beleg im Herbarium des Instituts (Z).

5.2.1. Allgemeine Beobachtungen

Es lässt sich nicht vermeiden, dass ein Grossteil des Materials zu alt oder zu jung fixiert wird. Aeltere Stadien erkennt man an der kantigen Form der Pollenkörner, die dann oft schon ein wenig Farbstoff eingelagert haben. Bei zu frühen Stadien kleben die kleineren Pollenmutterzellen in grossen Paketen zusammen, die als Ganzes aus den vier Pollensäcken gedrückt werden. Teilende Tapetumzellen konnte ich nie beobachten. An älteren Aehrchen findet man oft am Grunde oder an der Spitze noch einige jüngere Antheren. Im übrigen Bereich des Aehrchens verlaufen die Teilungen synchron. Nebst

¹ Diakinesen sind bei andern Gattungen der Cyperaceae von Rath & Patnaik (1978) in erster Linie untersucht worden.

² Gleiche Erfahrungen machten Rath & Patnaik (1978) bei andern Gattungen der Cyperaceae.

diesen zu alten und zu jungen Stadien trifft man nicht selten auf "schlechte" Antheren, in denen es offenbar nicht oder, seltener, nur bei vereinzelt Pollenmutterzellen zur Meiose kommt.

Im folgenden soll die Entwicklung von der Pollenmutterzelle bis zum reifen Pollenkorn kurz beschrieben werden. Zu Beginn der Meiose tritt in jeder Zelle recht deutlich ein (seltener zwei) Nukleolus auf. Abbildung 5.2.7.a. zeigt eine Zelle im Pachytän. Dann kontrahieren sich die Chromosomen, wie es scheint, recht schnell, denn nach dem Pachytän konnte ich nur Zellen in der Diakinese beobachten, dies aber recht häufig (Abb. 5.2.4.t., ab.). Uebergänge zwischen Diakinese und Metaphase findet man relativ häufig und in vielen Fällen lassen sich die Chromosomen schon dann zählen (Abb. 5.2.4.u., ac.).

In der Metaphase verteilen sich die Bivalente sehr regelmässig in der breiten Äquatorialebene (Abb. 5.2.4.f., m., o. usw.). Die Chromosomen von C. flava s.l. sind wie die vieler anderer Carex-Arten klein, und alle Bivalente erscheinen als mehr oder weniger verschwommene Doppelpunkte von einheitlicher Grösse. Es ist unmöglich, viel mehr als ihre Zahl zu bestimmen. Gelegentlich findet man eindeutige Uni- oder Multivalente (vgl. z.B. Abb. 5.2.4.an.-aq.). Oft lässt sich jedoch nicht entscheiden, wieviel Chromosomen an einer Paarungsstruktur beteiligt sind. Entsprechende Angaben in der Literatur sollten mit Skepsis aufgenommen werden, insbesondere wenn damit die "gebräuchliche" Chromosomenzahl der betreffenden Art approximiert wird. Zu Beginn der Anaphase I werden die Bivalente zu viereckigen rahmenförmigen Gebilden (Abb. 5.2.5.d., 5.2.7.s.). In diesem Stadium unterscheiden sich z.B. Trivalente deutlich von Bivalenten durch ihre leiterförmige Struktur. Zellen in diesem Zustand sind leider selten zu finden. Zudem beginnen bei C. flava s.l. die Chromosomen einer Zelle selten synchron mit der Anaphase.

Die folgenden Phasen, vor allem die der zweiten Reduktionsteilung, laufen schneller ab. Meist sieht man von der Telophase I bis zur Telophase II in einer einzigen Anthere alle Uebergänge. Auch in der Metaphase II sind die Chromosomen zwar stets gut gefärbt und erkennbar. Sie lassen sich aber nur selten zählen (Abb. 5.2.5.a.-c.).

Drei der vier gebildeten haploiden Kerne degenerieren. Der vierte führt dann eine Mitose durch. Oft treten noch alle vier Kerne in die Prophase ein (Abb. 5.2.4.i.). Wiederum erscheint meist ein Nukleolus, seltener deren zwei. Nur ein Kern setzt die Mitose mit der Metaphase fort. (Ausnahmsweise findet man zwar mehr als drei degenerierte Kerne pro Pollenkorn, was darauf hinweisen könnte, dass manchmal mehr als nur ein Kern die Mitose vollständig durchläuft (Abb. 6.1.7.b.-c., S. 327)). Die mitotischen Metaphasenplatten sieht man zum grössten Teil von der Seite. Darum konnte ich die Chromosomenzahl in der Mitose seltener bestimmen als in der Meiose. Gleich erging es Faulkner (1972) mit Arten der C.-Sektion Acutae. Sekundäre Assoziation konnte ich nie mit Sicherheit beobachten. Nach Davies (1956 a) kommt dies in der Gattung selten vor. Bei einem Eleocharis-Bastard wurde vollständige sekundäre Assoziation in der Pollenkornmitose von Lewis & John (1961) gefunden.

Während die Zellen zur Zeit der Meiose im optischen Querschnitt kreisrund sind, erscheinen sie in der Mitose eioval. Nach abgeschlossener Mitose, manchmal auch schon früher, falten sich die Pollenkörner zu Tetradern und werden gelb. Danach dauert es aber meistens noch über eine Woche, bis die Antheren den reifen Pollen austreuen.

5.2.2. C. flava (Abb. 5.2.4.a.-aq.)

Insgesamt bestimmte ich die Chromosomenzahlen von über 50 C. flava-Individuen, die ihrerseits eine Stichprobe von 17 Standorten repräsentieren. Zum grössten Teil untersuchte ich Meiosen, seltener Pollenkornmitosen. Die Resultate und Hinweise auf die Abbildungen gibt Tabelle 5.2.2.

Zunächst kann festgehalten werden, dass im untersuchten Gebiet die beiden haploiden Chromosomenzahlen $n = 30$ und $n = 31$ häufig vorkommen. Mit Ausnahme von "Kreuzlingen 1" kommt jedoch in allen Populationen mit 31 Chromosomen auch die Zahl 30 vor. Und mit Ausnahme von "Filzbach 2" gibt es in all diesen Populationen Individuen, bei denen in der gleichen Anthere Zellen unterschiedlicher Anzahl Paarungsstrukturen gefunden werden können. In einigen Fällen ist wenigstens die Zahl der Chromosomen konstant, indem zum Beispiel ein Bivalent durch zwei Univalente oder zwei Bivalente durch

Tabelle 5.2.2.: Chromosomenzahlen von C. flava

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chro- mosomen	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 5.2.4. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- Bivalente ¹			
Saignelégier 1	1	30	0		60	
	3	30	0		60	a.
	4	30	0		60	b.
Burgäschli	1	30	0		60	c.
	3	30	0		60	
	5	30	0		60	
Schötz	1	30 (?)	0		60 (?)	
	3			30	60	
	5	30	0		60	d.
	7	30	0		60	e.
Lauterbrunnen 1	6	(29), 30	0, (1) IV ?		58 ?, 60	f.*
Menzingen	3	30	0		60	
	4			30	60	g.
	5	30 (?)	0		60 (?)	h.
Valganna (I)	1			30	60	(i.)*
Amriswil 2	4	30	0		60	k.
	6			30	60	l.*
	7	30	0		60	m.*
Rüte 2	1	30	0		60	
	2	30	0		60	
	5	(28, 29), 30, (32)	0, (2-4) I		(57, 58), 60	
	6			30	60	n.
Nussbaumen	3	30 (?)	0		60 (?)	
	4	31	0		62	
	5	31	0	31 (?)	62	
	6	30	0		60	o.*
	7	30, (31)	0		60, (62)	
Regensdorf	3			(29), 30, <u>31</u>	?	
	4			(30), 31	?	
	5	30, (31)	0		60, (62)	
	6	28-31 (?)	0 (?)	30, 31	60, 62	
	7	(29), 30, <u>31</u> , (32)	0	28-32 (?)	(58), 60, <u>62</u> , (64)	p.-q, r.*
Zürich	1	(29), 30, 31	0		(58), 60, 62	
	2	(30), 31, (32)	0, (2) I		(60), 62	s.
	3	(30), 31, (32)	0		(60), 62, (64)	(t.-u.)*
	4	31	0		62	
	5	(29), 30, (31, 32)	0 (-3) I, (0-) 2 (-4) III _k , 0, (1) IV _k		(61), 62, (63)	
	6	30, 31 (?)	0		60, 62 (?)	
	7	(30), 31	0		(60), 62	
	8	(28, 29), 30, 31, (32)	0		(56, 58), 60, 62, (64)	

Anmerkungen am Tabellenende

Tabelle 5.2.2.: Fortsetzung

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chro- mosomen	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung Nr. 5.2.4. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- Bivalente			
Wetzikon	5	30, 31, (32, 34)	0, 2, (8) I		60, (61, 62)	x, v. [*] -w. [*] , y. [*]
	8	31	0		62	z.
Benken 1	(gekeimt)	30, <u>31</u>	0	(30), 31	(60), 62	
Filzbach 2	1	30	1 IV ?		60 od. 62	aa.
	4	30	0		60	(ab. [*]), ac. [*]
	6	31	0		62	
Mels 1	1	(28), 30, (31)	0		(56), 60, (62)	
	3	31, (32)	0, (2) I		62	ad. [*] -ae. [*]
	5	29, 30	0, 1 IV _k		60	af.
Kreuzlingen 1	⁻³	31	0		62	ag. [*] -ah. [*]
	2	(30), 31, (32)	0, (2) I	30, 31 (?)	(60), 62	
	4	31 - ca. 34	vorhanden		?	
	5			31	62	
	7	31	0		62	
	⁻⁴	ca. 30	I, III _k , IV _k		?	ai. [*] -ak. [*]
Kaltbrunn	1	28-33	I, III _k , IV _k , Ketten		?	
	2			30-34	?	al. -am.
	3	30-38	5-10 I, 2-5 III _k , 0-2 IV _k , 0-1 V _k	30-34	?	an. [*] -aq. [*]
	6			ca. 27-34	?	

¹ I = Uni-, III = Tri-, IV = Quadrivalent, ...; Index k: kettenförmige Multivalente. Fehlt die arabische Zahl vor einer römischen, so wurde die Menge der entsprechenden Uni- oder Multivalente nicht bestimmt.

² *: Photographie; andere Abbildungen: Zeichnungen. Klammern weisen darauf hin, dass die entsprechenden Abbildungen einen allgemeinen karyologischen Sachverhalt bei C. flava s.l. zeigen.

³ männliche Aehrchen am natürlichen Standort gesammelt ("Neuweier", Stichprobenort r)

⁴ männliche Aehrchen am natürlichen Standort gesammelt ("Neuweier", Stichprobenort m)

Erklärungen:

Die relative Häufigkeit der Zahlen in der 3. bis 6. Kolonne für jedes Individuum wurde durch Klammersetzung oder Unterstreichung in drei Klassen eingeteilt. Fragezeichen deuten auf unsichere Angaben hin; stehen sie in Klammern, so sind die zugehörigen Angaben wahrscheinlich richtig.

ein Quadrivalent ersetzt sind. Daneben gibt es aber auch Pflanzen, z.B. vom "Katzensee" ("Zürich" und "Regensdorf"), die in ein und derselben Anthere eindeutig verschiedene Zahlen von Bivalenten aufweisen.

Ein solcher Sachverhalt ist mir aus der Literatur auch nicht von andern aneuploiden Gattungen her bekannt, und eine Erklärung dafür ist nicht leicht zu finden. Es müsste beispielsweise ein Paar homologer Chromosomen in der Prophase besonders leicht brechen, so dass daraus zwei kleinere Paare

entstehen würden. Bei den ohnehin sehr kleinen Bivalenten liesse sich ein entsprechender Grössenunterschied kaum wahrnehmen. Auch der umgekehrte Prozess, nämlich Fusion von Homologenpaaren, wäre denkbar. Es ist aber auch möglich, obwohl unwahrscheinlich, dass sich unter den vermeintlichen Bivalenten nicht unterscheidbare Uni- oder Multivalente verbergen.

Die Variabilität der Chromosomenzahl der Art C. flava in den vorliegenden Untersuchungen steht im Gegensatz zu den Angaben in der Literatur, wo mit grosser Regelmässigkeit die haploide Zahl 30 gefunden werden kann. Einzig Tanaka (in Tischler (1950)) gibt eine andere Zahl (29) an. Die Angabe von Crétin und Bidault (1974) über eine C. flava mit $n = 33$ scheint mir unglaublich; es wird leider nur ungenau berichtet, wie sie bestimmt wurde. Meine Bitte an den zweiten Autor, das entsprechende Pflanzenmaterial sehen zu dürfen, blieb leider unbeantwortet.

Wie lässt sich dieser Gegensatz erklären? Die Autoren früherer Arbeiten untersuchten stets nur wenige Pflanzen von C. flava. Auch Davies (1956 a) zählte bei dieser Art nur an sieben Pflanzen die Chromosomen. Bei kleinen Stichproben besteht die Gefahr, sich beim Zählen beeinflussen zu lassen und Pflanzen mit "falschen" Zahlen nicht zu berücksichtigen. Schliesst man diese Möglichkeit aus, so bleiben zwei Hypothesen:

1. Existenz eines Zytotyps mit der haploiden Chromosomenzahl $n = 31$ von beschränkter geographischer Verbreitung.

Werden die Chromosomenzahlen in einer Karte eingetragen, so lässt sich ohne weiteres zwischen den Standorten mit $n = 30$ und denjenigen mit $n = 30, 31$ eine Grenze ziehen (Abb. 5.2.1.). Der Zytotyp mit 31 Homologenpaaren müsste an einem Ort entstanden sein und sich in der Folge innerhalb des Verbreitungsgebiets der alten C. flava ($n = 30$) beschränkt ausgebreitet haben können. Da er sich ausser in der Chromosomenzahl scheinbar in nichts von letzterer unterscheidet, wäre der neue Karyotyp nur der Wirkung des Zufalls ausgesetzt. Seine Etablierung in den alten Populationen wäre durchaus denkbar, ebenso wie es die Etablierung neutraler Allele ist (Wilson & Bossert (1973)).

Bei der Annahme, die beiden Zytotypen würden hybridisieren, könnten die Pflanzen, deren Karyotyp von einer Pollenmutterzelle zur andern in geringem Masse schwankt, in einem neuen Licht gesehen werden. Allerdings

Abbildung 5.2.2.: Haploide Chromosomenzahlen an C. flava- und C. "flavella"-Standorten (vgl. Abb. 5.2.1.)

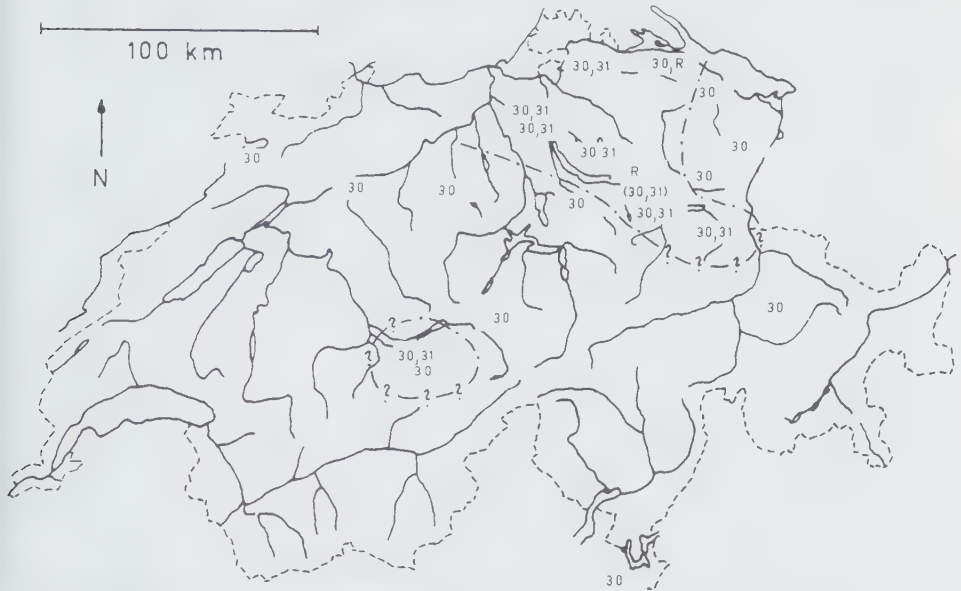
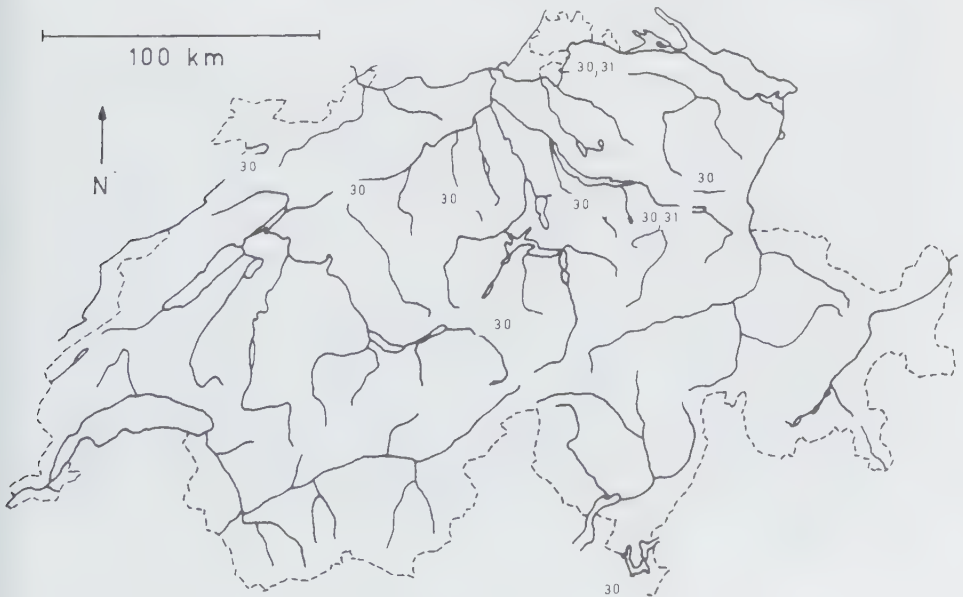


Abbildung 5.2.3.: Haploide Chromosomenzahlen an C. flava- und C. "flavella"-Standorten, an welchen keine näheren Verwandten oder Bastarde vorkommen (vgl. Abb. 5.2.1. und 5.2.2.)



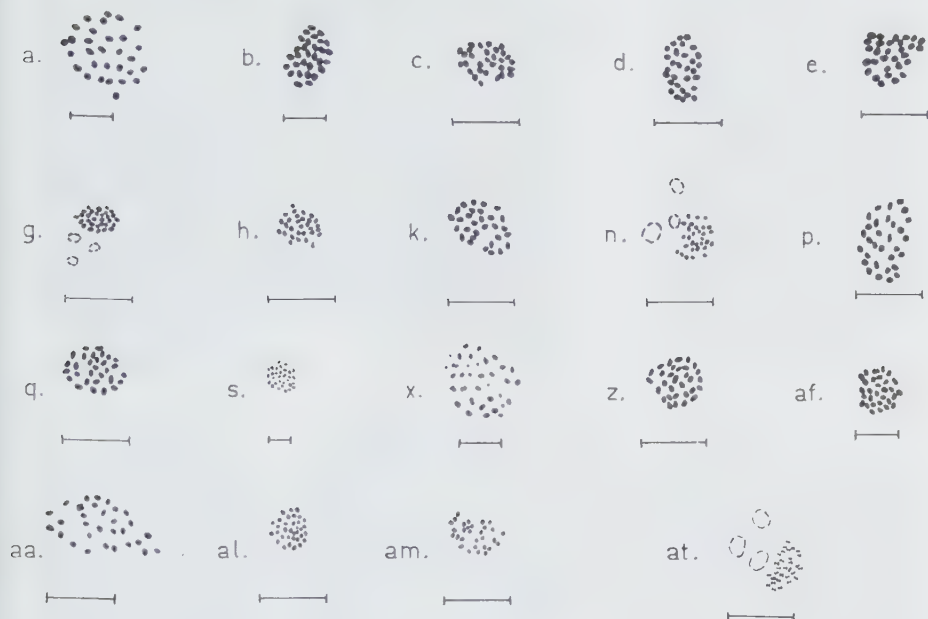
funden werden. Der Zytotyp mit der Zahl $n = 31$ ist plötzlich auf zwei Populationen zusammengeschumpft. Von diesen beiden kann nur bei "Filzbach 2" sicher gesagt werden, dass dort auch früher keine näheren Verwandten von C. flava vorkamen. Man könnte daher behaupten, nur die Individuen mit 30 Bivalenten seien genetisch reine C. flava.

Bei Annahme der zweiten Hypothese müsste an mehreren Orten mit unterschiedlichen Artenkombinationen ein Mechanismus am Werk gewesen sein, der zu einer Stabilisierung der Chromosomenzahl wenig über der eu-diploiden Zahl führte. Ueber die Natur eines solchen Mechanismus wage ich keine Vermutungen anzustellen. Die Pflanzen mit $n = 31$ wären dann, obwohl vollkommen fertil, als "kryptische" Rückkreuzungen zu betrachten. Morphologisch und ökologisch sind sie von guten C. flava nicht zu unterscheiden.

Was ich unter kryptischer Rückkreuzung verstehe, zeigen Pflanzen, wie sie in "Kaltbrunn" wachsen. Morphologisch handelt es sich eindeutig um C. flava. Sie sind jedoch fast völlig steril und ihre Meiosen stark gestört mit vielen Univalenten, mehreren Trivalenten und regelmässig vereinzelt Ketten von 4 oder 5 Chromosomen; in die Pollenkörner gelangen meist 30-34 Chromosomen. Solche Verhältnisse sind für C. flava s.l. -Bastarde üblich und, wie bereits erwähnt, wohl zu unterscheiden von den Unregelmässigkeiten in Pflanzen aus gemischten C. flava s.str. -Populationen. Obwohl in "Kaltbrunn" heute nur noch C. flava-Rückkreuzungen vorkommen (ev. noch einige reine C. flava), wuchsen dort vor wenigen Jahren auch noch C. serotina nebst C. flava und dem Bastard C. flava x C. serotina (Angaben von Dr. Seitter, Sargans). Die heutigen Pflanzen sind also genetisch zwischen C. flava und C. flava x C. serotina einzureihen. Kryptische Rückkreuzungen gleicher genetischer Herkunft konnte ich in "Kreuzlingen 1" nachweisen, sie dürften aber vorläufig noch (!) Einzelfälle darstellen.

Es ist schwierig, sich für eine der beiden genannten Hypothesen zu entscheiden. Auf jeden Fall handelt es sich um ein Phänomen, das bei Carex bisher noch nie beobachtet wurde. Wenn ich trotzdem eine Hypothese als die wahrscheinlichere bezeichnen müsste, so die der stabilisierten Rückkreuzungen, weil diese die entsprechenden Vorkommnisse bei C. demissa und C. serotina am besten zu erklären vermag.

Abbildung 5.2.4.: Karyologische Präparate von C. flava und C. "flavella"

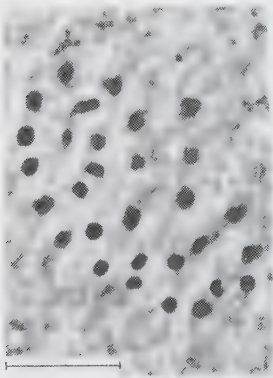


Erklärungen: (vgl. Tab. 5.2.2.-5.2.3.)

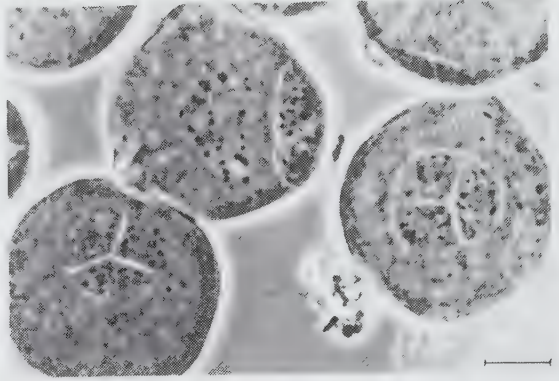
a.-f. 30 Bivalente (Reduktionsteilung = RT) g. 30 Chromosomen (Pollenmitose = PM) h. 30 Einheiten (Metaphase II der RT) i. Prophase der PM k.-m. 30 Bivalente (RT) n. 30 Chromosomen (PM) o. 30 Bivalente (RT) p. 31 Bivalente (RT) q. 30 Bivalente (RT) r. Dauerpräparat, ca. 31 Bivalente (RT) s. 31 Bivalente (RT) t. Diakinese u. Uebergang Diakinese - Metaphase v.-w. unten 30 Bivalente, oben 29 Bi- und 2 Univalente (RT) x. 26 Bi- und 8 Univalente (RT) y. 29 Bi- und 2 Univalente (RT) z. 31 Bivalente (RT) aa. 30 Bivalente oder 29 Bivalente und 1 Tetravalent ab. Diakinese ac. Uebergang Diakinese - Metaphase, 30 Bivalente ad.-ae. 31 Bivalente (RT) af. 28 Bivalente und 1 Tetravalent ag.-ah. 31 Bivalente (RT) ai.-ak. Bi-, Multi- und Univalente (RT) al. 34 Chromosomen (PM) am. 30 Chromosomen (PM) an.-aq. Bi-, Multi- und Univalente (RT) ar.-as. 30 Bivalente (RT) at. 30 Chromosomen (PM)

Alle angegebenen Strecken entsprechen 10 μ m.

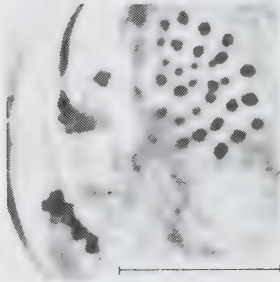
Abbildung 5.2.4.: Fortsetzung



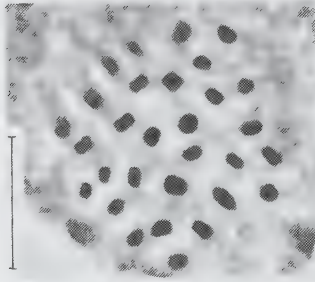
f.



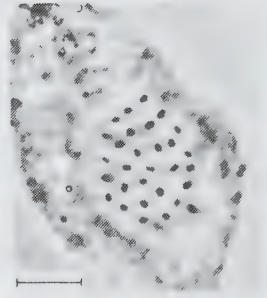
i.



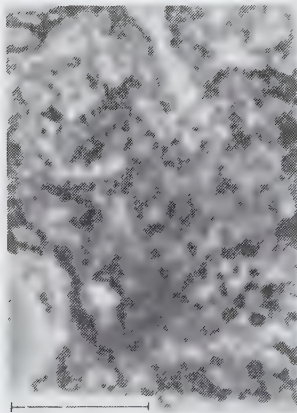
l.



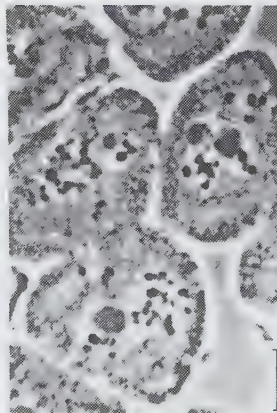
m.



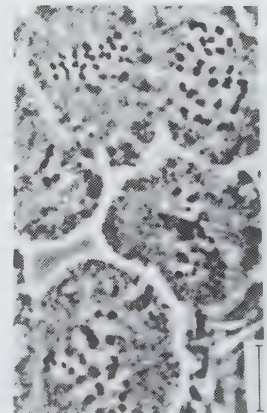
o.



r.



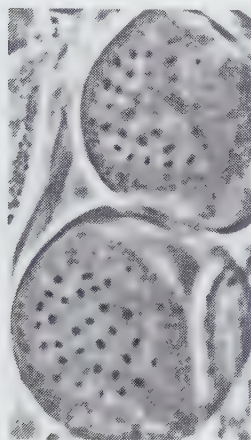
t.



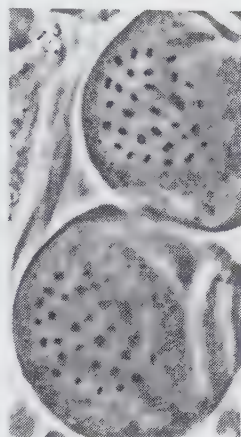
u.

Erklärungen auf der vorhergehenden Seite

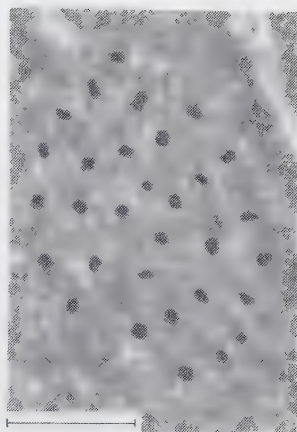
Abbildung 5.2.4.: Fortsetzung



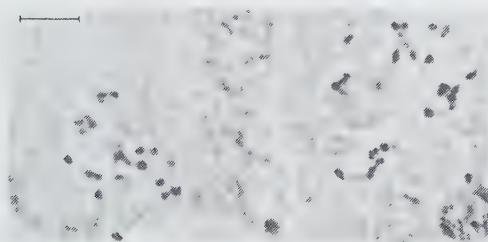
v.



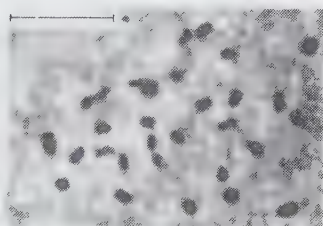
w.



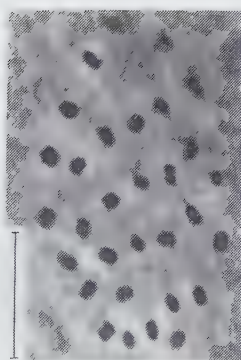
y.



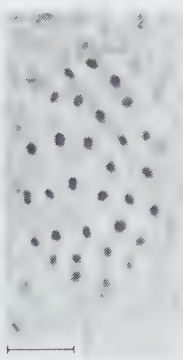
ab.



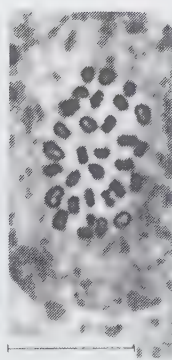
ac.



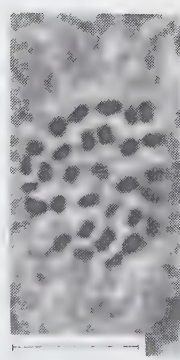
ad.



ae.



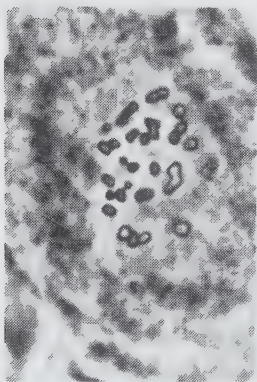
ag.



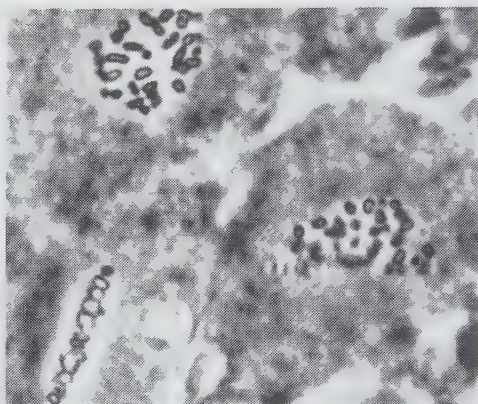
an.

Erklärungen zwei Seiten weiter vorn

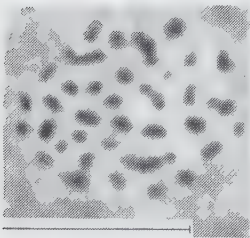
Abbildung 5.2.4.: Fortsetzung



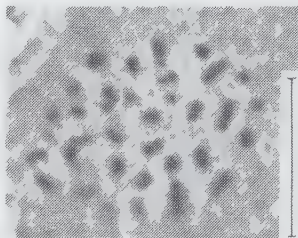
ai.



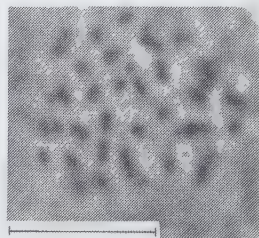
ak.



an.



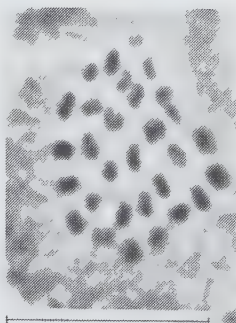
ao.



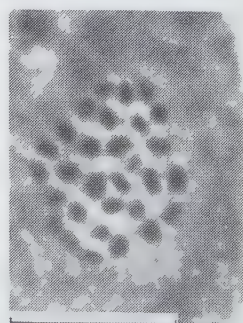
ap.



aq.



ar.



as.

Erklärungen drei Seiten weiter vorn

5.2.3. C. "flavella" (Abb. 5.2.4.ar.-at.)

C. "flavella", welche als Oekotyp von C. flava zu betrachten ist, hätte auch in einem Kapitel mit dieser zusammen behandelt werden können. Teilweise wurde dies getan (Abb. 5.2.2. u. 5.2.3.). Auch für C. "flavella" kann man $n = 30$ als die übliche Chromosomenzahl betrachten. Inwiefern die gleiche Variabilität wie bei C. flava vorliegt, lässt sich bei der kleinen Stichprobe nicht endgültig entscheiden (Tab. 5.2.3.). Es gibt jedoch Gründe, dies anzunehmen, z.B. die Situation in "Lauterbrunnen 2", welche bereits im vorhergehenden Kapitel erwähnt wurde.

Tabelle 5.2.3.: Chromosomenzahlen von C. "flavella"

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chromosomen	resultierenden der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 5.2.4. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- ¹ Bivalente			
Kerns	1			30 (?)	60 (?)	
	2	30	0		60	ar.*-as.*
Peist 2	12	29-31 (?)	I, IV (?)	30	60	
	14	30	0		60	
Lauterbrunnen 2	2			(30), 31, (32)	62	
	4	30	0		60	
Alt-St. ~Johann	1	30	0	(27-) 30	60	at.
	2	30	0		60	
	4	30	0		60	
	5	30 (?)	0 (?)	27-31 ?	60 (?)	
	6	30	0		60	

Anmerkungen und Erklärungen vgl. Tab. 5.2.2.

Somit liegt C. "flavella" karyologisch völlig im Rahmen von C. flava. Leider konnten noch keine künstlichen Bastarde zwischen den beiden untersucht werden. Falls in der Meiose normale Paarungsverhältnisse gefunden würden, könnte ein weiterer wichtiger Beweis dafür erbracht werden, dass es sich um ein und dieselbe Art handelt.

5.2.4. C. lepidocarpa (Abb. 5.2.5.a.-h.)

An rund 20 C. lepidocarpa-Individuen von sieben Standorten zählte ich die

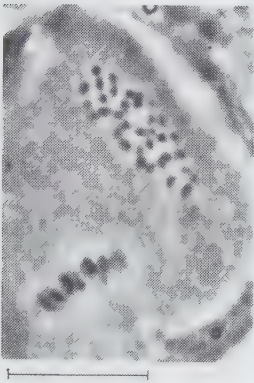
Chromosomen (Tab. 5.2.4.). Ueberraschenderweise kam ich dabei mit grosser Konstanz immer auf $n = 34$. Ueberraschend ist dies aus drei Gründen: Erstens unterscheidet sich C. lepidocarpa durch diese Eigenschaft stark von C. flava. Zweitens sind darunter Pflanzen, die ich am natürlichen Standort aufgrund ihrer Morphologie als C. flava-Rückkreuzungen unbekannter Herkunft diagnostizierte. Solche Pflanzen, vor allem die von "Breil 1", änderten jedoch in Kultur ihr Aussehen und glichen dann mehrheitlich guten C. lepidocarpa. Drittens sind die Populationen von C. lepidocarpa, die in der Schweiz zweifellos die seltenste Art der Gruppe ist, am stärksten isoliert, und es wären deshalb driftbedingte Unterschiede durchaus zu erwarten. In der Literatur fällt die Angabe von $n = 29$ (Tanaka in Tischler (1950))

Tabelle 5.2.4.: Chromosomenzahlen von C. lepidocarpa

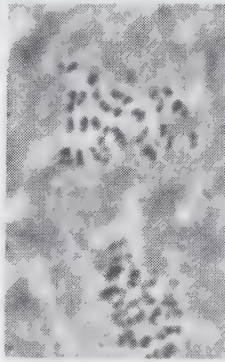
Herkunft	Topfkennzeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chromosomen	resultierenden diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 5.2.5. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht-Bivalente ¹			
Peist 2	2	ca. 34	0 ?		ca. 68	a. * -c. *
	4	34	0		68	
	5	34	0		68	d. *
	6	34	0		68	
	15	34	0		68	
Disentis	4	34	0		68	
	5	34	0	ca. 34	68	e.
Breil 2	2	34	0	34	68	
	7	34	0		68	f. *
	R2	34	0		68	
	R3			34	68	
Breil 1	2	34	0		68	
	4			(31), 34	68	
	5	34	0		68	g. *
Filzbach 1	1	34	0		68	
	2	34	0		68	
	3	34, (35)	0, (2) I		68	
	4	34	0		68	
	5	34 (?)	0		68 (?)	
	7	34	0		68	
Rammingen (D)	1	34	0		68	h. *
Biasca	1	34 ?	0 (?)	34	68	

Anmerkungen und Erklärungen vgl. Tab. 5.2.2.

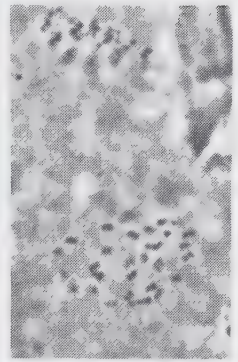
Abbildung 5.2.5.: Karyologische Präparate von C. lepidocarpa



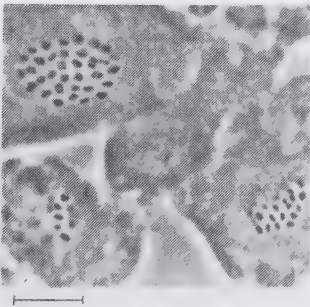
a.



b.



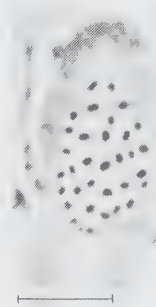
c.



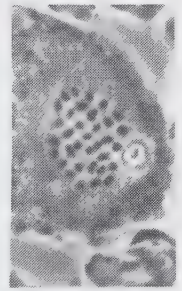
d.



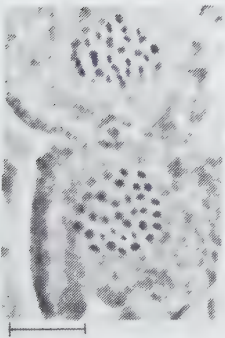
e.



f.



g.



h.

Erklärungen: (vgl. Tab. 5.2.4.)

a. -c. Metaphase II der Reifeteilung (= RT)
d. 34 Bivalente (RT) e. 34 Chromosomen
(Pollenmitose) f. -h. 34 Bivalente (RT)

Alle angegebenen Strecken entsprechen
10 μ m.

aus dem Rahmen. Mit grosser Wahrscheinlichkeit handelt es sich dabei um eine Verwechslung mit C. flava. Davies (1956 a) zählte bei C. lepidocarpa sogar 50-mal $n = 34$. Sie fand auch bei den andern Arten der Gruppe keine aneuploiden Pflanzen. Nach ihren meisterhaften Photographien zu schliessen, enthält ihre Arbeit zuverlässige Angaben. Ich konnte mich jedoch beim Studium ihrer Dissertation (1953 a) des Eindrucks nicht erwehren, dass sie die karyologischen Untersuchungen vor den taxonomischen durchführte (Davies (1953 a)). Sei dem wie es wolle, die Konstanz des Karyotyps könnte auf jeden Fall ein besonderes Merkmal von C. lepidocarpa sein. Dies wäre merkwürdig, weil C. lepidocarpa an jedem ihrer Standorte (ausser ev. dem nicht genauer untersuchten in "Biasca") mit andern Arten der Gruppe vergesellschaftet ist. Verblüffend ist allerdings, dass ich F1-Bastarde viel seltener fand als Rückkreuzungen, an denen C. lepidocarpa beteiligt ist. Davies (1955, 1956 a) gibt eine grosse Zahl von natürlichen Hybriden mit C. lepidocarpa als einer Elternart an. Die konstanten Chromosomenzahlen der Art können also nicht nur eine Folge fehlender Introgression sein.

Zusammenfassend kann man sagen, dass eine Erklärung für die fehlende karyologische Variabilität von C. lepidocarpa vorläufig nicht gefunden werden kann. Vielleicht sollte man der Sache doch nicht zu viel Beachtung schenken. Es wäre ja schliesslich auch möglich, schlecht gesagt, dass der Zufall bei der Stichprobenauswahl nicht zufällig wirkte.

5.2.5. C. demissa (Abb. 5.2.6.a.-i.)

Für C. demissa liegen nur 11 Bestimmungen von vier Standorten vor (Tab. 5.2.5.). Von "Rüte 1" konnte ich keine Pflanzen kultivieren, da die Art dort äusserst spärlich wächst.

Trotz der geringen Stichprobengrösse konnten auch für C. demissa (wie für C. flava und C. "flavella") zwei verschiedene eu-diploide Zustände gefunden werden, nämlich $2n = 68$ (34 Bivalente) und $2n = 70$ (35 Bivalente). Innerhalb der gleichen Antheren sind die Zahlen aber konstant, wenn man von zwei Pollenmutterzellen des Individuums "Mels 2 - Topf 1" mit $n = 35$ statt 34 absieht. Interessant ist die Tatsache, dass wiederum die als abgeleitet zu betrachtende Zahl mit der ursprünglichen zusammen vorkommt.

Tabelle 5.2.5.: Chromosomenzahlen von C. demissa

Herkunft	Topfkenn- zeichnung _g	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chro- mosomen	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 5.2.6. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- Bivalente ¹			
Mels 1	(gekeimt)	34	0		68	
	4	?	viele I u. III _k		ca. 100	a. -c.*
	6			35 (?)	70 (?)	d.
Mels 2	1	34, (35)	0		68, (70)	
	2			35	70	
	3	35 (?)	0		70 (?)	
	5	35	0		70	e.*
Rehetobel	3	35	0		70	f.
Novaggio	1	35	0		70	g.*
	2	35 (?)	0 (?)		70 (?)	
	3	35	0		70	h. -l.*

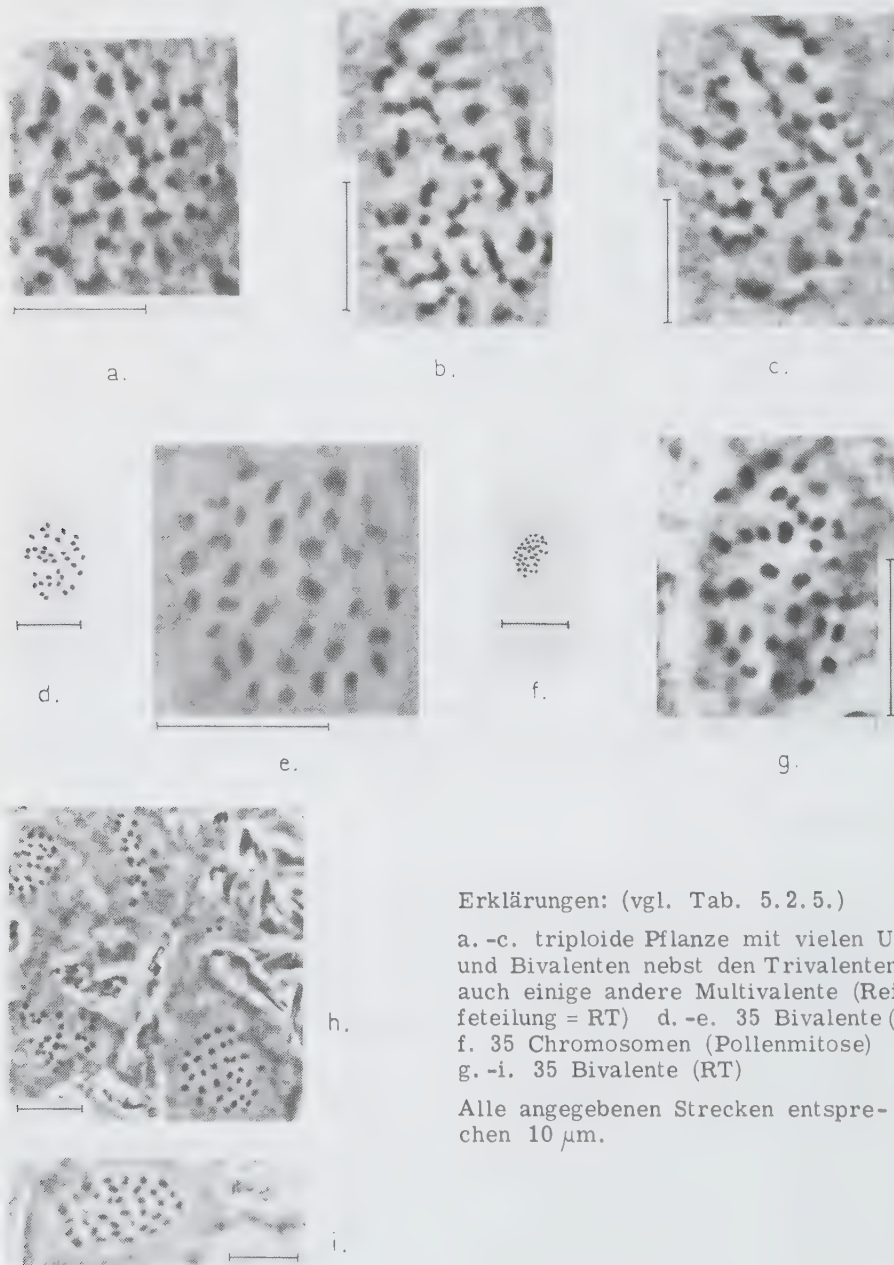
Anmerkungen und Erklärungen vgl. Tab. 5.2.2.

Wenn man die gleichen Hypothesen aufstellen würde wie für C. flava, wäre man geneigt, die der stabilisierten Rückkreuzungen anzunehmen:

1. In "Mels 1" und "2" wächst C. demissa zusammen mit C. flava und dem F1-Bastard, auch echte Rückkreuzungen scheinen vorzukommen.
2. Während bei C. flava mit der tiefsten Chromosomenzahl in der Gruppe eine Abweichung nach oben zu finden ist, ist bei C. demissa genau das Umgekehrte der Fall; d.h. die abgeleiteten Zahlen liegen zwischen den ursprünglichen.

Alles in allem verdient der Standort "Mels 1" besondere Beachtung. Auf einer Fläche von wenigen Quadratmetern findet man hier C. flava mit $n = 30, 31$, C. demissa mit $n = 35, 34$, F1-Bastarde (karyologisch nicht untersucht) und Rückkreuzungen (eine aus Samen vom natürlichen Standort aufgezogene Pflanze karyologisch untersucht, vgl. Unterkap. 6.1.3.). Es erstaunt einen darum nicht mehr stark, auch noch auf eine triploide Pflanze zu stoßen ("Mels 1 - Topf 4"). Es ist die einzige polyploide Pflanze, die mir in meinen ganzen Untersuchungen aufgefallen ist. Triploide Individuen wurden bisher bei Carex nur von Faulkner (1972) beschrieben und scheinen wegen der eigenartigen Pollenentwicklung selten entstehen zu können. Bei der Pflanze von "Mels 1" muss man (wie bei "Kaltbrunn") von einer krypti-

Abbildung 5.2.6.: Karyologische Präparate von C. demissa



Erklärungen: (vgl. Tab. 5.2.5.)

a. -c. triploide Pflanze mit vielen Uni- und Bivalenten nebst den Trivalenten, auch einige andere Multivalente (Reifeteilung = RT) d. -e. 35 Bivalente (RT) f. 35 Chromosomen (Pollenmitose) g. -i. 35 Bivalente (RT)

Alle angegebenen Strecken entsprechen 10 µm.

schen Rückkreuzung sprechen. Morphologisch ist es eine C. demissa, in der Meiose finden sich jedoch neben Trivalenten viele Bivalente und Univalente. Die Metaphasen können nur schlecht analysiert werden, man erhält jedoch total immer etwa 100 Chromosomen pro Zelle. Mitosen wurden leider keine gefunden.

Aus der Literatur wurde für C. demissa bisher nur $n = 35$ angegeben. Davies (1956 a) untersuchte 49 Pflanzen. Sicher waren darunter solche von Standorten, an denen auch andere Arten der Gruppe vorkommen. Ist es ein grosser Zufall, dass ich auf Pflanzen mit der Zahl $n = 34$ stiess, oder dass Davies immer nur solche mit $n = 35$ fand?

5.2.6. C. serotina (Abb. 5.2.7.a.-t.)

Tabelle 5.2.6. gibt die Chromosomenzahlen von C. serotina an, wie sie in den vorliegenden Untersuchungen gefunden wurden.

Es ist nun bereits als Normalfall zu betrachten, bei den Arten der C. flava s.l. verschiedene haploide Chromosomenzahlen zu finden. Einmalig ist bei C. serotina jedoch, dass in "Saignelégier 2" ausschliesslich die abgeleitete Zahl $n = 36$ auftritt, und dass es sich dabei um eine Entwicklung weg von möglichen Bastardpartnern handelt. Die Pflanzen von "Saignelégier 2" sind nach ihrem Aussehen nicht leicht zu identifizieren. Sie haben einige Merkmale von C. demissa und wachsen, wie diese, hier auf saurem Boden. Eine kultivierte Pflanze ("Topf 6") ist, nach ihrer Pollenkornmitose zu schliessen, ein F1-Bastard (C. flava x C. serotina). Dies wird weniger durch ihr Aussehen, als durch die völlige Sterilität der Samenanlagen bestätigt.

Ein Individuum von "Rammingen" hatte in einigen Zellen anstatt 35 34 Bivalente und zwei Univalente, was noch kaum als Unregelmässigkeit betrachtet werden darf. Hingegen wächst im "Topf 16" von "Rammingen" eine kryptische Rückkreuzung. Die Zahlen der in Pollenkörnern zu findenden Chromosomen haben bei dieser Pflanze interessanterweise eine nach oben asymmetrische Häufigkeitsverteilung.

Im "Neuweiher" ("Kreuzlingen 2"), dem Standort der meisten ökologischen Untersuchungen, fand ich drei Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzah-

Tabelle 5.2.6.: Chromosomenzahlen von C. serotina

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose: Anzahl Chro- mosomen	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 5.2.7. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- ¹ Bivalente			
Disentis	6	ca. 34	0 ?		ca. 68	(a.)
Saignelégier 2	2	36	0		72	
	4	36	0		72	
	5	36	0		72	b.
	6			30, 31, <u>32</u> , 33	?	
	7			36 (?)	72 (?)	
Breil 1	7	35	0		70	
Breil 2	3			35	70	c.
	6	35 (?)	0		70 (?)	
Wetzikon	2			35	70	
	3	35	0		70	d.*
	7	35	0		70	e.
Kreuzlingen 2	- ³	35	0		70	
	- ⁴	35	0		70	f.*
	3	35	0		70	g.*
	4	35	0		70	h.*
	6			34, 35 (?)	?	
	7	ca. 34	0 (?)	33, <u>34</u> , 35	68 (?)	
	f2	35 (?)	0 (?)		70 (?)	
	f3	34, (35)	0, (1) I, <u>0</u> , 1 III _k		68, 69	
	f3	33, <u>34</u> , 35	0		66, <u>68</u> , 70	i.*-k.*
Erlach 1	2	35	0		70	
	7	35	0		70	
Erlach 2	1			35 (?)	70 (?)	
	2			35	70	
	3	35	0		70	l.
	6	35 (?)	0		70 (?)	
Benken 1	1	?	?		?	(m.*-n.*)
	1	35	0		70	
	2	35	0		70	
	6	35	0		70	
Caslano	2	35	0		70	
	3			35 (?)	70 (?)	
	4	35	0		70	o.*
	7'	35	0		70	(p.*-q.*), r.*
Rammingen (D)	3	35, (36)	0, (2) I		70	s.*-t.*
	16			<u>35</u> , <u>36</u> , 37, 38	?	

Anmerkungen 1-2 und Erklärungen vgl. Tab. 5.2.2.

³ männliche Aehrchen am natürlichen Standort gesammelt ("Neuweier", Stichprobenort i)

⁴ männliche Aehrchen am natürlichen Standort gesammelt ("Neuweier", Stichprobenort q)

len. Von "Topf f3" fixierte ich zweimal Antheren. Das eine Mal fand ich im gleichen Präparat neben Zellen mit 34 Bivalenten einige mit 33 und einem Trivalent und eine mit 34 und einem Univalent. Das andere Mal zählte ich fünfundzwanzigmal 34, fünfmal 35 und dreimal 33 Bivalente. Die hier besonders ausführlich erwähnte Pflanze zeigt also die gleichen Unregelmässigkeiten, wie ich sie bei mehreren Individuen von C. flava finden konnte. Bei den "Töpfen 6" und "7" von "Kreuzlingen 2" gelangen nicht immer gleichviel Chromosomen in die Pollenkörner, im Mittel 34. Die Meiose könnte so aussehen wie bei der Pflanze von "Topf f3", oder in dem Sinne gestört sein, wie es für F1-Bastarde und Rückkreuzungen typisch ist. Im letzteren Falle wären es dann kryptische Rückkreuzungen von C. serotina mit dem Bastard C. flava x C. serotina oder einer Rückkreuzung selbst.

Zusammengefasst ergibt sich folgendes Bild für C. serotina: Es können die drei eu-diploiden Zustände $2n = 68, 70$ und 72 unterschieden werden. Ursprüngliche und häufigste Zahl ist $n = 35$. Pflanzen mit $n = 36$ von "Saigne-légier 2" können nicht als hybridogen bezeichnet werden; sie bilden einen eigenen Zytotyp, der sich auch morphologisch etwas von C. serotina abgesetzt hat. Für die gemischte Population von "Kreuzlingen 2" ($n = 34, 35$) scheint die Hypothese der stabilisierten Rückkreuzungen angebracht zu sein. Dies aus den gleichen Gründen, die bei C. demissa von "Mels 1" und "2" aufgeführt sind.

In der Literatur fällt wieder die bemerkenswerte Konstanz bei Davies (1956 a) auf. (28 Pflanzen von C. serotina und 11 von C. serotina subsp. pulchella hatten alle je 35 Bivalente.) Glaubhaft ist auch die Angabe $n = 34$ von Dietrich in Löve (1972). Dagegen kann ich unter denjenigen von Crétin & Bidault (1974) nur $n = 35$ ernst nehmen; bei $n = 30$ und $n = 33$ muss es sich um Fehlbestimmungen handeln (vgl. Bemerkung unter 5.2.2.).

Abnormitäten in der Meiose von C. serotina

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass bei einigen Untersuchungen im Sommer (zweite Blütenzeit von C. serotina) mehrheitlich abnorm verlaufende Meiosen beobachtet wurden. Pollenmutterzellen von "Benken 1" kamen nicht über die Metaphase I hinaus: sie zeigten nur eine schmale Äquatorialebene, in der alle Chromosomen netzwerkartig zusammenklebten (Abb. 5.2.7.m. -n.).

Abbildung 5.2.7.: Karyologische Präparate von C. serotina



b.



c.



e.



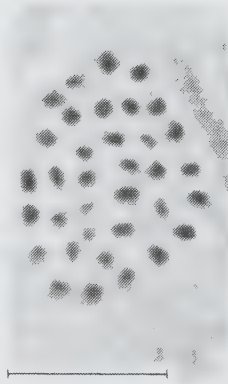
g.



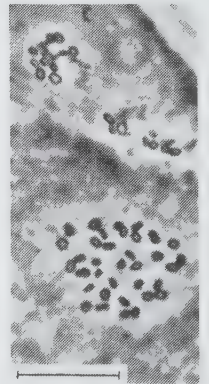
l.



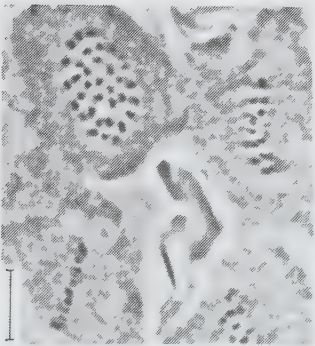
a.



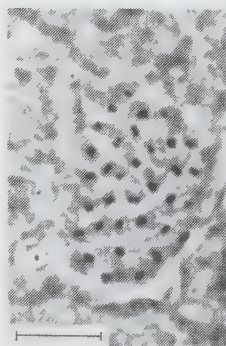
d.



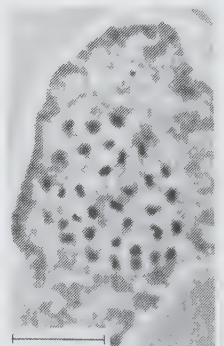
f.



h.



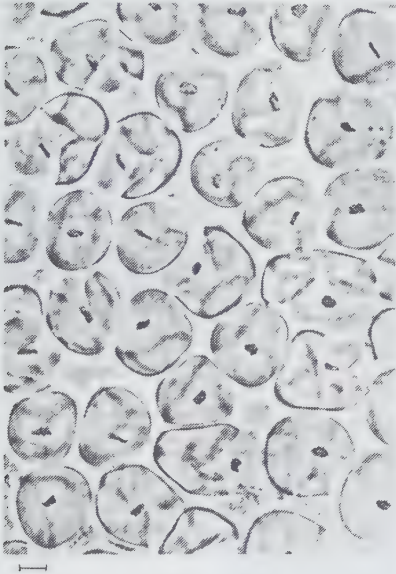
i.



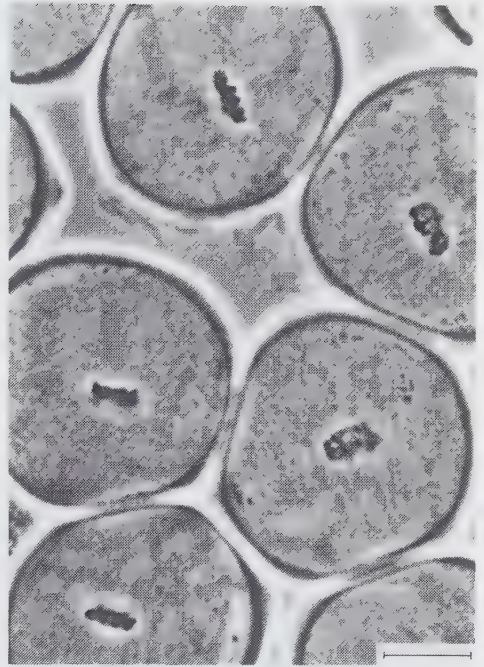
k.

Erklärungen auf der übernächsten Seite

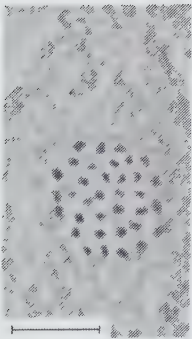
Abbildung 5.2.7.: Fortsetzung



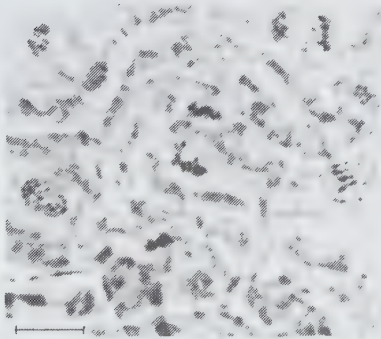
m.



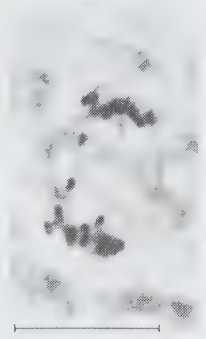
n.



o.



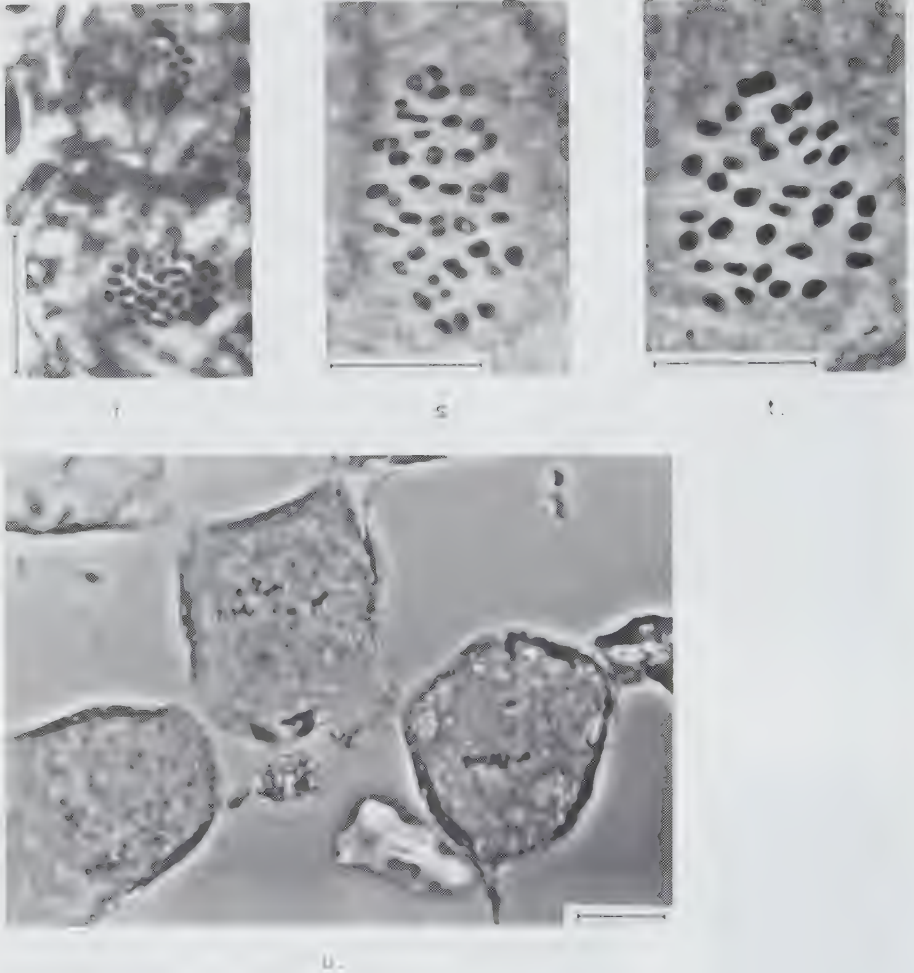
p.



q.

Erklärungen auf der nächsten Seite

Abbildung 5.2.7.: Fortsetzung



Erklärungen: (vgl. Tab. 5.2.6.)

b., c., e., g., i. 35 Bivalente (Reifeteilung = RT) a. Pachytän d., f., h. 35 Bivalente (RT) j.-k. 34 Bivalente (RT)
m.-n. Chromosomen netzwerkartig verklebt. schmale Äquatorialebene (RT)
o. 35 Bivalente (RT) p.-q. Heterokinese in der Anaphase I der RT
r. 35 Bivalente (RT) s.-t. 35 Bivalente (RT) u. C. flava x C. serotina,
Dauerpräparat einer Pollenmitose ("Benken 2 - Topf *4")

Alle angegebenen Strecken entsprechen 10 μ m.

Bei einer Pflanze von "Caslano" trat bereits in der ersten Reduktionsteilung Heterokinese auf, was ja eigentlich bei Postreduktion "verboten" wäre (Abb. 5.2.7.p.-q.).

Vergleich mit früheren Arbeiten

Obwohl Carex berühmt wurde für die Aneuploidie zwischen Arten, so war es doch bis vor kurzem ebenso unbestritten, dass die Chromosomenzahl innerhalb einer Art, von wenigen Ausnahmen abgesehen, stabil sei. Erst Faulkner (1972) gelangte zur Einsicht, dass dieses Dogma nicht länger Gültigkeit haben kann. Er fand in der C.-Sektion Acutae innerhalb der Arten regelmässig aneuploide Variation von $2n = a - 1$ bis $2n = a + 1$ (a sei der eu-diploide Zustand) oder in vereinzelt Fällen in noch stärkerem Ausmass.

Neben Faulkner hat sich bisher vor allem Davies (1955, 1956 a) karyologisch eingehend mit einer Artengruppe der Gattung auseinandergesetzt, und zwar mit der gleichen, die Thema dieser Untersuchungen ist.

Eine leider relativ unbekannte Arbeit von Dietrich (1967) über die C.-Sektion Frigidae kam mir erst während des Schreibens dieses Kapitels zu Gesicht. Er untersuchte aber ausschliesslich Wurzelspitzen, so dass ein Vergleich mit seinen Resultaten weniger naheliegend wäre. Die Sektion ist auch in anderer Hinsicht mit C. flava s.l. schlecht vergleichbar: Artbastarde scheinen völlig zu fehlen.

Löve, Löve & Raymond (1957) untersuchten ebenfalls nur Wurzelspitzen. Das Schwergewicht ihrer Arbeit scheint jedoch weniger bei der Beobachtung der zytologischen Verhältnisse in der C.-Sektion Capillares Mackenzie als vielmehr bei der Generalisierung dieser Beobachtungen und anschliessenden Diskussion über Aneuploidie in der ganzen Gattung zu liegen.

Ich möchte die Resultate meiner zwei Vorbilder und von mir in einer kleinen Tabelle einander gegenüberstellen (Tab. 5.2.7.). Der Vergleich zwischen Davies und Faulkner lehrt einen, bei Carex auf Ueberraschungen bezüglich Karyotypvariabilität gefasst zu sein. In der vorliegenden Arbeit wird dies vollauf bestätigt. Unerklärlich scheinen vor allem meine Unterschiede

Tabelle 5.2.7.: Vergleich der Resultate karyologischer Arbeiten von Davies (1955, 1956 a), Faulkner (1972) und mir

Autor	Davies	Faulkner	Schmid
untersuchtes Taxon	<u>C. flava</u> s.l.	<u>C. -S.- Acutae</u>	<u>C. flava</u> s.l.
eigene Chromosomenzählungen	n = 30, 34, 35	2 n = 68 - 79, 82 - 86	n = 30, 31, 34, 35, 36
aneuploide Variation innerhalb der Arten	keine	Normalfall	sehr selten
eu-diploide Variation innerhalb der Arten	keine	bei einer Art	Normalfall
aneuploide Variation innerhalb Individuen	keine	keine	sehr selten
eu-diploide Variation innerhalb Individuen	keine	keine	nicht selten

zu Davies zu sein, da wir mit der gleichen Gruppe arbeiteten bzw. arbeiten. Aber auch die zwischen Faulkner und mir sind grösser, als innerhalb einer Gattung normalerweise erwartet würde.

Ein Teil der Unterschiede muss logischerweise darauf zurückgeführt werden, dass meine Untersuchungen anders geartet sind als die meiner Vorgänger. Während diese ein grösseres geographisches Gebiet (Grossbritannien und umliegende Staaten) extensiv bearbeiteten, war es bei mir ein kleines, das intensiv untersucht wurde. Daraus wäre eine grössere Karyotypvariabilität bei Davies und Faulkner zu erwarten. Genau das Gegenteil trifft jedoch zu. Es besteht die Möglichkeit, dass meine Standorte, obwohl sie näher beieinander liegen, das breitere ökologische Spektrum aufweisen. In der Tat war dies ja eines meiner Hauptkriterien bei der Standortsauswahl.

Ferner untersuchten Davies und Faulkner vor allem Pflanzen von Standorten, an denen nur eine Art des engeren Verwandtschaftskreises vorkommt. An meinen Standorten wuchsen die Pflanzen oft mit andern Arten der Gruppe zusammen. Es wäre daher möglich, dass ich es zum Teil mit Pflanzen zu tun hatte, für die die Hypothese der stabilisierten Rückkreuzungen zutreffen würde.

Zuletzt muss man aber auch noch berücksichtigen, dass Zählmethoden ("Zählstile") individuell verschieden sein könnten. Insbesondere die Unterschiede in der Karyotypvariabilität innerhalb eines Individuums lassen sich so leicht erklären: Hätte ich jeweils statt 10-20 nur 1-3 Zellen ausgezählt, wäre ich meist nur auf eine Zahl gekommen. Man kommt auch oft in Versuchung, eine Zählung als fehlerhaft wegzulassen; wenn man beispielsweise schon fünfmal $n = 31$ bekommen hat und das sechste Mal $n = 30$ erhält. Ich zählte solche Ausnahmen meist mehrmals nach, um sicher zu sein.

Ich möchte nun die biologischen Interpretationsmöglichkeiten diskutieren. Zuerst zu den Unterschieden der Karyotypvariabilität innerhalb eines Individuums:

Davies und ich untersuchten die gleiche Artengruppe C. flava s.l. In der Gruppe hebt sich C. flava/C. "flavella" von den andern Arten karyologisch ab mit $n = 30$, ... gegenüber $n = 34, 35$, ... Bivalenten. Hybridisierung und Rückkreuzung führen darum in Misch-Populationen mit dieser Art zu grösserer Variabilität als ohne sie entstehen kann. C. flava/C. "flavella" ist aber gerade die Art, die in England sehr selten ist und von Davies dort nur zweimal gefunden wurde. Im Gegensatz dazu ist sie in der Schweiz mit Abstand die häufigste Art der Gruppe und fehlt an den Standorten der andern Arten nur selten. Wenn dies die Unterschiede zwischen den Untersuchungen von Davies und mir erklären soll, so müsste man daraus folgern:

1. Viele C. flava s.l. -Populationen in der Schweiz bestehen genetisch nicht aus reinen Arten.
2. Die Isolation zwischen den Arten der Gruppe ist geringer als aufgrund der morphologischen Unterschiede und der verschiedenen ökologischen Bedürfnisse zu erwarten wäre.

Diese Punkte werden im Kapitel 6.1. nochmals erläutert.

Innerhalb einer Art fand Davies bei C. flava s.l. nie Karyotypvariabilität. Bei der gleichen Gruppe wurde sie in den vorliegenden Untersuchungen mehrmals nachgewiesen. Wesentlich ausgeprägter ist sie jedoch in der von Faulkner studierten C.-Sektion Acutae. Die Differenzen zwischen Davies und mir könnten teilweise wie bereits erwähnt interpretiert werden. Zwischen Arten der C. flava-Gruppe und solchen der C.-Sektion Acutae beste-

hen grössere Unterschiede. Bei ersteren kann man manchmal verschiedene eu-diploide Zustände finden, bei letzteren gibt es regelmässig aneuploide Variation, indem nach Faulkner 40 % aller Individuen in der Meiose mindestens ein Nicht-Bivalent besitzen. Hier scheint eine plausible biologische Erklärung möglich zu sein (vgl. Ueberkap. 3.). Die C. flava s.l.-Arten sind Kleinseggen. Sie bilden viele versprengte, kleine bis sehr kleine Populationen, in denen Samen ebenso wichtig wie Ausläufer sind und Selbstbestäubung eine erhebliche Rolle spielt. Die Standorte unterliegen meist einer Veränderung, und C. flava s.l. kann nur während einer relativ kurzen Zeitperiode hier wachsen. Ganz andere Lebenszyklus-Strategien haben die Arten der C.-Sektion Acutae. Sie sind typische Gross-Seggen und zeigen alle Eigenschaften von K-Strategen, nämlich grosse, alte Populationen mit riesigen Klonen, in denen wegen Selbstinkompatibilität nur noch vegetative Vermehrung eine Rolle spielt. Auch wenn Fruchtsatz vorhanden ist, so fehlen doch Keimlinge in Gross-Seggenwiesen. Dieses Ueberwiegen der vegetativen Fortpflanzung scheint gut zu erklären, dass manchmal aneuploide Zustände fixiert werden, die sich vom eu-diploiden nur um 1 Chromosom unterscheiden. Dazu könnte auch eine somatische Mutation beitragen. Verschiedene eu-diploide Zustände entstehen jedoch nur durch Chromosomenmutationen im Verlaufe der Meiose und treten entsprechend bei Arten mit guter sexueller Fortpflanzung häufiger auf. Treten diese Arten zudem örtlich und zeitlich beschränkt in kleinen Populationen auf, so haben die Mutanten eine gute Chance, fixiert zu werden. (Dietrich (1967) geht bei seinen Untersuchungen in der C.-Sektion Frigidae, bei der er auch Selbstbestäubung beobachtete, gar soweit, anzunehmen, dass "Kreuzungen zwischen Pflanzen mit normalem und Pflanzen mit abweichendem Chromosomensatz wegen zu erwartender Meiosestörungen steril sind, so dass die Gefahr der Eliminierung eines neuen Karyotyps eingeschränkt ist." Bei C. flava s.l. ist dies jedoch nicht der Fall.)

Ich möchte den Vergleich abschliessen mit der Bemerkung, dass es falsch wäre, alle Unterschiede zwischen den drei Untersuchungen auf eine Ursache zurückzuführen. Mit Sicherheit treffen von Fall zu Fall verschiedene der dargestellten Erklärungen zu. Auf jeden Fall muss noch viel getan werden, wenn man das Phänomen der aneuploiden Pflanzengattungen und ihre

Evolution richtig verstehen lernen will. Wichtig ist dabei, sich nicht von Vorurteilen leiten zu lassen.

Zusammenfassung

C. flava s.l. stellte sich in meinen Untersuchungen als eine Artengruppe mit beträchtlicher Karyotypinstabilität dar. Zwar können die aus der Literatur bekannten Chromosomenzahlen als die typischen gelten, aber daneben kommen ziemlich regelmässig auch abgeleitete Zahlen vor:

<u>C. flava</u>	n = <u>30</u> , 31
<u>C. "flavella"</u>	n = <u>30</u> , 31
<u>C. lepidocarpa</u>	n = <u>34</u>
<u>C. demissa</u>	n = 34, <u>35</u>
<u>C. serotina</u>	n = 34, <u>35</u> , 36

Pflanzen mit abgeleiteten Chromosomenzahlen könnten teilweise "stabilisierte Rückkreuzungen" sein. Andererseits entstehen sie sicher ab und zu durch Chromosomenmutation (C. serotina mit n = 36). Die Eigenschaften der r-Strategie scheinen die Etablierung neuer eu-diploider Karyotypen zu fördern. Aneuploide Variation ist dagegen möglicherweise typisch innerhalb von Carex-Arten mit K-Strategie und könnte auch durch somatische Mutation entstehen.

Neu für die Gattung Carex und vielleicht alle aneuploiden Pflanzengattungen ist die Beschreibung einer (nicht auf Endomitosen oder ähnlichen Prozessen beruhenden) Karyotypvariabilität innerhalb eines Individuums. Eine Erklärung dafür konnte ich noch nicht finden.

Die gewonnenen Resultate scheinen alles in allem mehr neue Fragen zur Aneuploidie bei Carex aufzuwerfen als frühere Beobachtungen zu bestätigen.

VI. Hybridisierung

6.1. BASTARDE UND RUECKKREUZUNGEN AUS DER NATUR

Material und Methoden

Die Methoden, die in den Untersuchungen mit Bastarden und Rückkreuzungen zur Anwendung gelangten, sind im allgemeinen dieselben, wie die bei den reinen Arten beschriebenen. Dies gilt für Morphologie, Anatomie und Karyologie. Einiges über Bastarde wurde schon in andern Kapiteln gesagt, vor allem was ökologische Aspekte anbelangt (Ueberkap. 3. und 4.). Neuer Aspekt in diesem Kapitel ist die Fertilität reiner Arten und hybridogener Pflanzen. Material und Methoden dazu werden im entsprechenden Unterkapitel (6.1.4.) beschrieben.

6.1.1. Hybridisierung an natürlichen Standorten

Verbreitung von F1-Bastarden und Rückkreuzungen

Bei der Beschreibung der Standorte im Kapitel 4.1. machte ich detaillierte Angaben über Vorkommen und Häufigkeit von reinen Arten, Bastarden und Rückkreuzungen. Dabei berücksichtigte ich auch alle Arten, die zwar nicht

zu C. flava s.l. gehören, aber mit ihr bastardieren können. Ich konnte drei solche Arten finden, nämlich C. distans, C. hostiana und C. punctata. Die Tabelle 6.1.1. ist als Zusammenfassung zu betrachten. Ich habe darin nur noch die Standorte aufgeführt, an denen mindestens zwei Arten und/oder ein Hybridisierungsprodukt vorkommen.

Interessanterweise findet man an C. flava s.l.-Standorten in der Schweiz fast immer C. flava (s.str.). Wo sie mit andern Arten der Gruppe zusammen wächst, ist sie aber meist auf Randpartien beschränkt. Auch wenn andere C. flava s.l.-Arten miteinander vorkommen, überschneiden sich ihre Mikrofazies nur sehr selten, da ihre ökologischen Bedürfnisse verschieden sind. Einzig das Paar C. lepidocarpa/C. serotina hat ähnliche ökologische Bedürfnisse und kann daher tatsächlich manchmal ein und denselben Mikrostandort besiedeln, wie zum Beispiel in "Breil 2" und "3".

Wirksamkeit der Isolation

Wird Bastardierung durch Isolation wirkungsvoll eingeschränkt? Auf's erste muss diese Frage verneint werden, betrachtet man die Regelmässigkeit, mit der F1-Bastarde und Rückkreuzungen auftreten (Tab. 6.1.1.). Bei einer differenzierteren Betrachtung zeigt sich aber, dass die Verdrängung einer oder beider Elternarten sehr selten möglich ist. Warum, soll im folgenden gezeigt werden.

Als Beispiel dient der "Neuweier" (Kap. 4.3.). Hier wächst C. serotina oft auf Wegen und C. flava daneben. In der Grenzzone, d.h. am Wegrand, findet man regelmässig den F1-Bastard. (Die gleiche Situation herrscht in "Wetzikon", "Benken 1" und "Zielschlacht".) Im Kapitel 4.3. wurde festgestellt, dass sich der F1-Bastard auch synökologisch intermediär verhält und gefragt, ob dies vielleicht darauf zurückzuführen sei, dass er eben nur

Erklärungen zu Tabelle 6.1.1.:

flav = C. flava

fla = C. "flavella"

lepi = C. lepidocarpa

demi = C. demissa

sero = C. serotina

dist = C. distans

host = C. hostiana

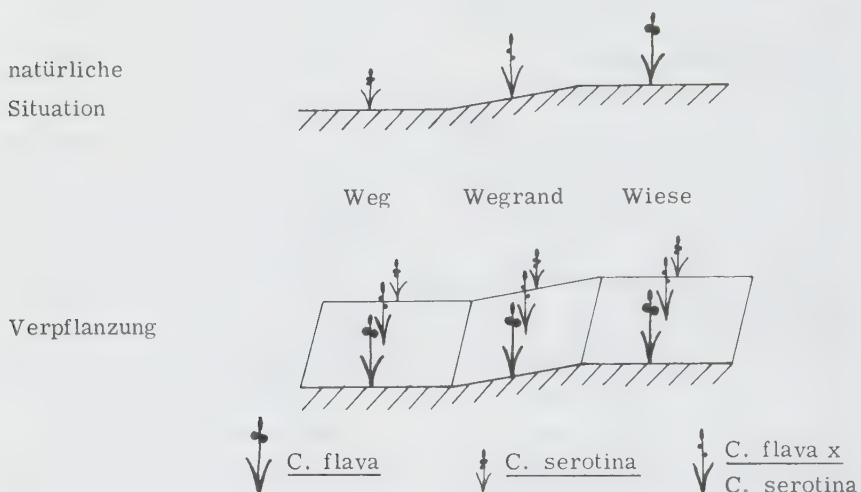
punc = C. punctata

Tabelle 6.1.1.: Bastarde und Rückkreuzungen an natürlichen Standorten

Standort	reine Arten	F1-Bastarde und Rückkreuzungen
Peist 2	fla, lepi	-
Lauterbrunnen 1	flav	flav x (lepi x ?)
Lauterbrunnen 2	fla	fla x dist, fla x (dist x fla)
Rüte 1	flav, demi	-
Disentis	flav, lepi, sero, punc	lepi x (? x ?)
Mels 1	flav, demi	flav x demi, flav x (flav x demi) demi x (flav x demi)
Mels 2	flav, demi	flav x demi
Saignelégier 2	sero	flav x sero
Rehetobel	flav, demi	flav x demi
Breil 1	lepi, sero	? x ?, lepi x (flav x ?)
Breil 2	lepi, sero	lepi x (? x sero)
Wetzikon	flav, sero	flav x sero
Amriswil 1	flav, demi, sero	-
Kreuzlingen	flav, sero	flav x sero, flav x (flav x sero) ¹
Zürich	flav, host	flav x host
Regensdorf	flav, host	flav x host, flav x (flav x host)
Erlach 1	sero, host	sero x host
Erlach 2	sero, host	-
Filzbach 1	flav, lepi	flav x (flav x lepi)
Kaltbrunn	-	flav x (flav x ?) ¹
Benken 1	flav, sero	flav x sero
Benken 2	flav, sero	flav x sero, flav x (flav x sero)
Caslano	sero, punc	sero x punc
Rammingen	flav ?, lepi, sero	? x sero, lepi x (flav x ?) sero x (? x ?) ¹
Breil 3	lepi, sero	lepi x sero
Migliaglia	demi, punc	-
Zielschlacht	flav, sero	flav x sero
Regensdorf 2	flav ?	flav x (flav x sero) ?
Altstätten	flav, demi	flav x demi

¹ kryptische Rückkreuzungen

an intermediären Orten entsteht. An einer Stelle im "Neuweiher" führte ich ein kleines Verpflanzungsexperiment nach folgendem Schema durch:



Es stellte sich bereits im Verlaufe eines Jahres heraus, dass C. flava und C. serotina am besten an ihrem angestammten Mikrostandort gedeihen. Interessanterweise verhält sich aber der F1-Bastard nicht intermediär, sondern gleich wie C. flava. Nur der geringen Pollen-Mobilität ist es zuzuschreiben, dass er C. flava nicht direkt konkurrenziert. Wie im Kapitel 3.2. gezeigt wurde, hat einzig die Bestäubung der kleinwüchsigen C. serotina durch die grössere C. flava eine reelle Chance, in Natur zustande zu kommen. Das bedeutet aber zugleich, dass die Samen, aus welchen F1-Bastarde entstehen, nicht nach dem Modus von C. flava, sondern dem von C. serotina verbreitet werden. Die Diskrepanz zwischen Verbreitungsart und ökologischen Bedürfnissen führt dazu, dass der F1-Bastard in Situationen wie der eben geschilderten auf die Grenzzone der Mikrostandorte beider Eltern beschränkt bleibt.

Nun muss aber noch überlegt werden, inwiefern der F1-Bastard selber populationsdynamisch aktiv sein kann. Da er keine fertilen Samenanlagen

produziert, bildet sich nie eine F₂-Generation aus. Hingegen bestäubt er gelegentlich erfolgreich einen Elter, so dass Rückkreuzungen entstehen. Im "Neuweiher" (und in "Benken 2") konkurrenzieren C. flava x (C. flava x C. serotina)-Stöcke an einigen Stellen C. flava. Durch weitere Rückkreuzungsprozesse bilden sich nach einer Anlauf-Phase eigentliche Introgressionsschwärme aus. Wahrscheinlich ist der Zeitfaktor verantwortlich dafür, dass dieses Endstadium selten erreicht wird: Meistens werden die Umweltsbedingungen schlecht, bevor es zu ausgeprägter Introgression kommen kann. Gerade der r-Strategie C. serotina ist durch die Kurzlebigkeit seiner Standorte gut vor Introgression geschützt. (Die Isolation der Art wird noch durch die zweite Blütenzeit gefördert (Kap. 3.2., Zusammenfassung).)

Nur in "Kaltbrunn" verschwand C. flava durch Rückkreuzung. Natürlich starb dort auch der F₁-Bastard C. flava x C. serotina aus, da er stets durch Kreuzung der Arten neu entstehen müsste. Aus diesem Grund verschwindet er auch im "Neuweiher", wie im Unterkapitel 4.3.3.3. dargelegt wurde, überall, wo C. serotina eingegangen ist.

Aus dem Beispiel lässt sich ableiten, dass für das Artenpaar C. flava/C. serotina die umweltkontrollierten prä- und postzygotischen Isolationsmechanismen ausreichend zur Erhaltung reiner Arten sind. Das gleiche gilt im allgemeinen für die andern Kombinationen. C. flava und C. "flavella" schliessen sich sogar gegenseitig aus, wie es ja nicht anders zu erwarten ist, da letztere nur ein Oekotyp der ersteren ist. Es kann angenommen werden, dass hier nur eine ökologische Isolation existiert. Einzig das Paar C. lepidocarpa C. serotina bildet eine Ausnahme. Obwohl jede der zwei Arten Refugien hat, kommen sie auch teilweise am genau gleichen Standort vor. Es müsste untersucht werden, ob zwischen C. lepidocarpa und C. serotina genetisch kontrollierte Isolationsmechanismen evoluierten.

Isolation zwischen C. flava s.l. und andern Arten der C.-Sektion Extensae

In Tabelle 6.1.1. sind auch einige Kombinationen von C. flava s.l.-Arten mit C. distans, C. hostiana und C. punctata zu finden. Bisher war man mit Davies (1955) allgemein der Auffassung, dass solche Kreuzungen immer völlig steril sind. Wie ich an rückgekreuzten Pflanzen in "Lauterbrunnen 2"

und "Regensdorf" feststellen konnte, stimmt dies nicht. Es liegt aber nicht im Rahmen dieser Arbeit, abzuklären, welche Kombinationen nun im einzelnen völlig steril sind und welche nicht. Wie dem auch sei, die umweltkontrollierten Isolationsmechanismen sind auch in diesen Fällen von grösserer Wirksamkeit als die genetisch kontrollierten.

6.1.2. Morphologie

Es kann nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, ausführliche Untersuchungen über die Variabilität von Hybriden anzustellen und allenfalls Diagnosen zu geben. Einerseits haben Bastarde zwischen den verschiedenen Arten keine F₂ (wohl abgesehen von der Kombination C. flava/C. "flavella"), so dass ihre Variabilität stark eingeschränkt ist. Andererseits sind Rückkreuzungen lebensfähiger, je näher sie einem (Art-)Elter stehen und lassen sich dann morphologisch nicht von ihm unterscheiden (kryptische Rückkreuzungen). Beides führt dazu, dass an natürlichen Standorten fast nie fließende morphologische Uebergänge gefunden werden.

Ich habe dennoch einige F₁-Bastarde und Rückkreuzungen ausgemessen, um abzuklären, wo sie morphologisch zwischen ihren Eltern stehen. Ich verzichtete dabei auf die Verwendung eines Hybrid-Indexes (z.B. Anderson (1949)), da mir ein anscheinend besseres Werkzeug in Form der Diskriminanzanalyse (BMDP-Programm 7M) zur Verfügung stand. Es ist zwar statistisch unsauber, wenn man bei dieser Methode nicht nur Merkmale mit Normalverteilung benützt, aber immer noch weniger arbiträr als die, ohne statistische Ueberlegungen durchgeführte, Definition eines Hybrid-Indexes.

Allgemeine Kennzeichen von Hybriden

In der zweiten Voruntersuchung des Unterkapitels 5.1.1.1. wurden nebst den fünf Arten noch gut dreissig Pflanzen hybridogenen Ursprungs berücksichtigt. (Einige davon wurden erst im Verlaufe der Untersuchung als solche erkannt.) Es waren F₁-Bastarde von C. flava mit C. demissa, mit C. serotina und mit C. hostiana und andere Hybride unbekannter Natur.

In Clusteranalysen nahmen die meisten Hybride Sonderstellungen ein, besonders deutlich die mit C. hostiana. Eine Gemeinsamkeit haben alle Bastarde

und Rückkreuzungen nebst reduzierter Fertilität: Ihre Blütenstände sind weniger gedrängt als die der reinen Arten (ausser C. lepidocarpa) und ihre männlichen Aehrchen im Durchschnitt stets deutlich länger. Abbildung 6.1.1. zeigt drei kultivierte Pflanzen hybridogenen Ursprungs, bei denen vor allem ersteres auffällt. Eine andere interessante Feststellung machte ich bei C. flava x C. demissa und C. flava x C. serotina im Felde. Diese F1-Bastarde blühen häufiger als C. flava (aber seltener als C. demissa und C. serotina) ein zweites Mal und haben dann meistens nur noch weibliche Aehrchen. Bei den reinen Arten kommt dies viel seltener vor, obwohl gemischte terminale und seitliche Aehrchen ab und zu gefunden werden. Wo die Eigenschaft als charakteristisch für Taxa der Artengruppe C. flava s.l. angegeben wird (z.B. bei Nelmes (1949)), ist daher einige Skepsis am Platze.

C. flava x C. demissa

Die fünf F1-Bastarde von "Mels 2" erwiesen sich in Diskriminanzanalysen als exakt intermediär zwischen den Eltern. Nur bei der Grösse der Tragblätter im männlichen Aehrchen und (wie allgemein und bereits erwähnt) der Länge desselben übertrifft der Bastard beide Eltern. Abbildung 6.1.2.a. zeigt das Resultat der Diskriminanzanalyse mit den zehn best-diskriminierenden Merkmalen zwischen C. flava und C. demissa. Das gleiche Bild wird bereits nach fünf Diskriminanzschritten erreicht.

C. flava x C. serotina

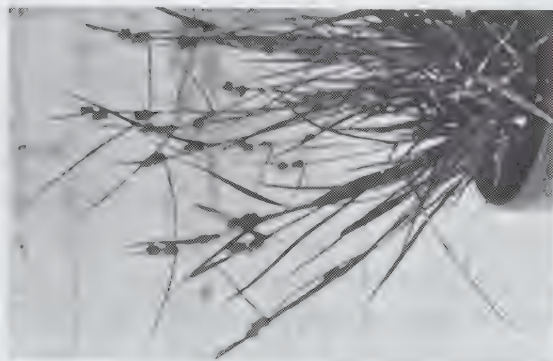
Ich analysierte 18 F1-Bastarde, die ich in "Breil 1", "Zielschlacht", im "Neuweier" und in "Benken 2" gesammelt hatte. In Tabelle 6.1.1. sind von "Breil 1" aber nur F1-Bastarde unbekannter Herkunft aufgeführt. Dies muss als Folge der nun diskutierten Ergebnisse verstanden werden. Primär wurden sie für C. flava x C. serotina-Individuen gehalten.

Die meisten Bastardpflanzen stehen wiederum intermediär zwischen den Eltern. Zur Illustration möge Abbildung 6.1.3. dienen. Besonders deutlich zeigt auch eine Clusteranalyse die Verhältnisse. Die Diskriminanzanalyse dagegen weist darauf hin, dass möglicherweise nicht nur F1-Individuen unter den hybridogenen Pflanzen sind: Aus Abbildung 6.1.2.b. (nach zehn Diskriminanzschritten) kann man schliessen, dass einige Bastarde tief im Zen-

Abbildung 6.1.1.: C. flava s.l. -Hybride in Kultur



C. flava x C. demissa, "Mels 2 - Topf *2"



C. flava x C. serotina, "Ben-
ken 1 - Topf *5"



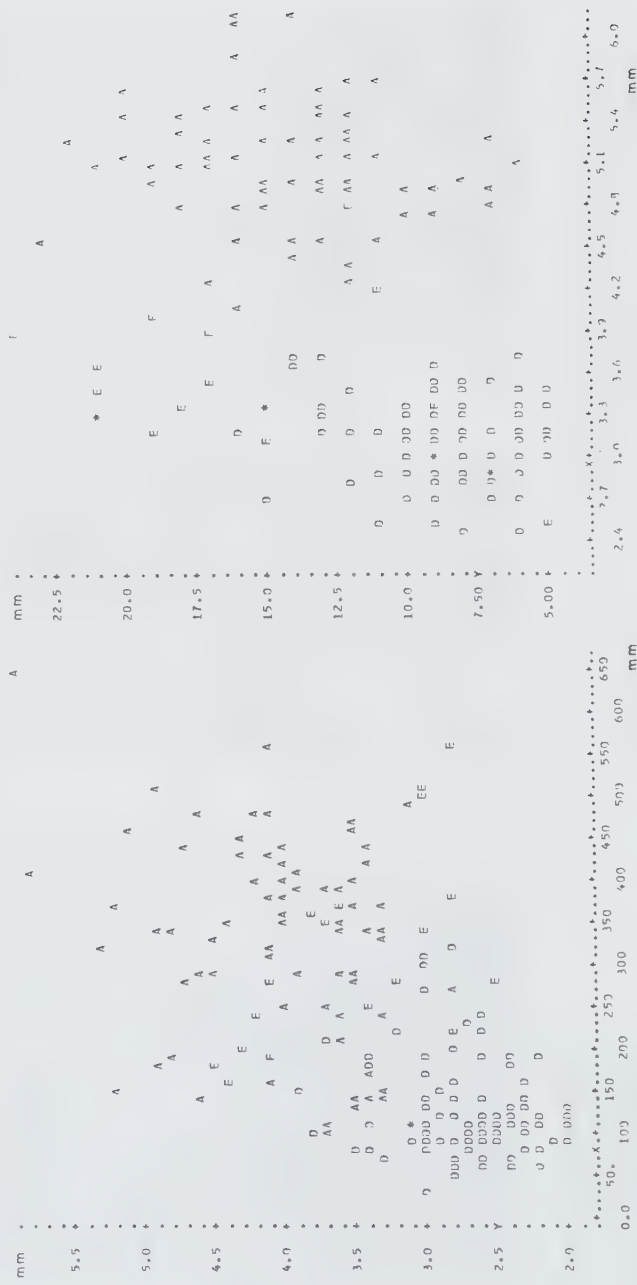
C. flava x (C. lepidocarpa x ?),
"Lauterbrunnen 1 - Topf 4"

Alle angegebenen Strecken entsprechen 5 cm.

Abbildung 6.1.3.: C. flava, C. serotina, C. flava x C. serotina in Streudiagrammen (BMDP-Programm 6D)

Stengelhöhe (Abszisse)/Blattbreite (Ordinate)

Schlauchlänge (N) (Abszisse)/Länge männl. Aehrch. (Ordinate)



Erklärungen:

A = C. flava D = C. serotina E = C. flava x C. serotina

Wo zwei verschiedene Symbole an einer Stelle gedruckt werden müssten, steht ein Stern.

troid von C. serotina liegen müssen. Wenn die Diskriminanzanalyse nicht mit den Eltern allein als bestimmenden Gruppen, sondern mit der F1 zusätzlich durchgeführt wird, sind noch zwei Individuen des Bastardes unter C. serotina einzuordnen. Sie stammen von "Benken 2" und wurden anfangs tatsächlich als C. serotina bestimmt. Erst aufgrund der zweiten Voruntersuchung (Unterkap. 5.1.1.1.) stellte ich sie mit zwei weiteren falsch bestimmten C. serotina vom gleichen Standort zu C. flava x C. serotina. Alle vier Pflanzen standen unter Wasser, als sie gesammelt wurden. Ihre genaue Identität kann nicht aufgedeckt werden.

Aus dem Vergleich mit den beiden Eltern allein lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, dass alle Bastarde von den beiden Arten abstammen müssen. Es wäre möglich, dass ein anderer Bastard der C. flava-Gruppe ebenfalls morphologisch zwischen den beiden Extremen C. flava und C. serotina liegt, wie dies ja auch in gewissem Masse für die Arten C. lepidocarpa und C. demissa der Fall ist. In "Breil 1" ist nebst C. serotina einzig C. lepidocarpa in reiner Form vorhanden; C. flava ist nur noch in Rückkreuzungen manifestant. Zur Abklärung der Herkunft der Bastarde von "Breil 1" machte ich daher eine Diskriminanzanalyse mit C. flava, C. lepidocarpa, C. serotina und C. flava x C. serotina als bestimmenden und zusätzlich C. lepidocarpa x C. serotina und Rückkreuzungen als zu bestimmenden Gruppen. Nach 14 Diskriminanzschritten waren drei der fünf F1-Bastarde von "Breil 1" unter C. lepidocarpa eingeordnet, allerdings nur einer davon eindeutig. Die restlichen zwei kamen zu C. flava x C. serotina, aber wiederum nur einer eindeutig. Von allen weiteren F1-Bastarden wurde nur noch einer vom "Neuweier" knapp als C. lepidocarpa bestimmt. Alle andern, ohne die bereits erwähnten Ausnahmen von "Benken 2", blieben in ihrer eigenen Gruppe. Daraus muss geschlossen werden, dass die Pflanzen von "Breil 1" zumindest auch Gene von C. lepidocarpa haben könnten. Ihre Herkunft lässt sich nicht angeben.

C. lepidocarpa x C. serotina

Wie aus Abbildung 6.1.2.c. hervorgeht, verhält sich nur einer der vier F1-Bastarde intermediär, die andern drei stehen morphologisch C. lepidocarpa nahe. In der oben diskutierten Diskriminanzanalyse wiederum kamen

die Pflanzen, welche am Standort ("Breil 3") inmitten grosser C. lepidocarpa- und C. serotina-Bestände als vereinzelte, üppig wachsende Stöcke auffielen, mehrheitlich zu C. flava x C. serotina. In Streudiagrammen zeigt sich, dass der Bastard in vielen Merkmalen beide Eltern an Grösse leicht übertrifft (z.B. Abb. 6.1.4.). Die ökologischen Verhältnisse am Standort sprechen aber für die Richtigkeit der Kombination C. lepidocarpa x C. serotina. Man muss hier einen Heterosiseffekt annehmen. Dieser beschränkt sich möglicherweise nicht nur auf morphologische Eigenschaften; anscheinend kann sich der Bastard auch besser vegetativ vermehren als die Eltern. Der Grund für die Seltenheit von C. lepidocarpa x C. serotina ist somit eher bei präzygotischen als bei postzygotischen Isolationsmechanismen zu suchen. Allerdings sind die Samenanlagen des Bastardes völlig steril.

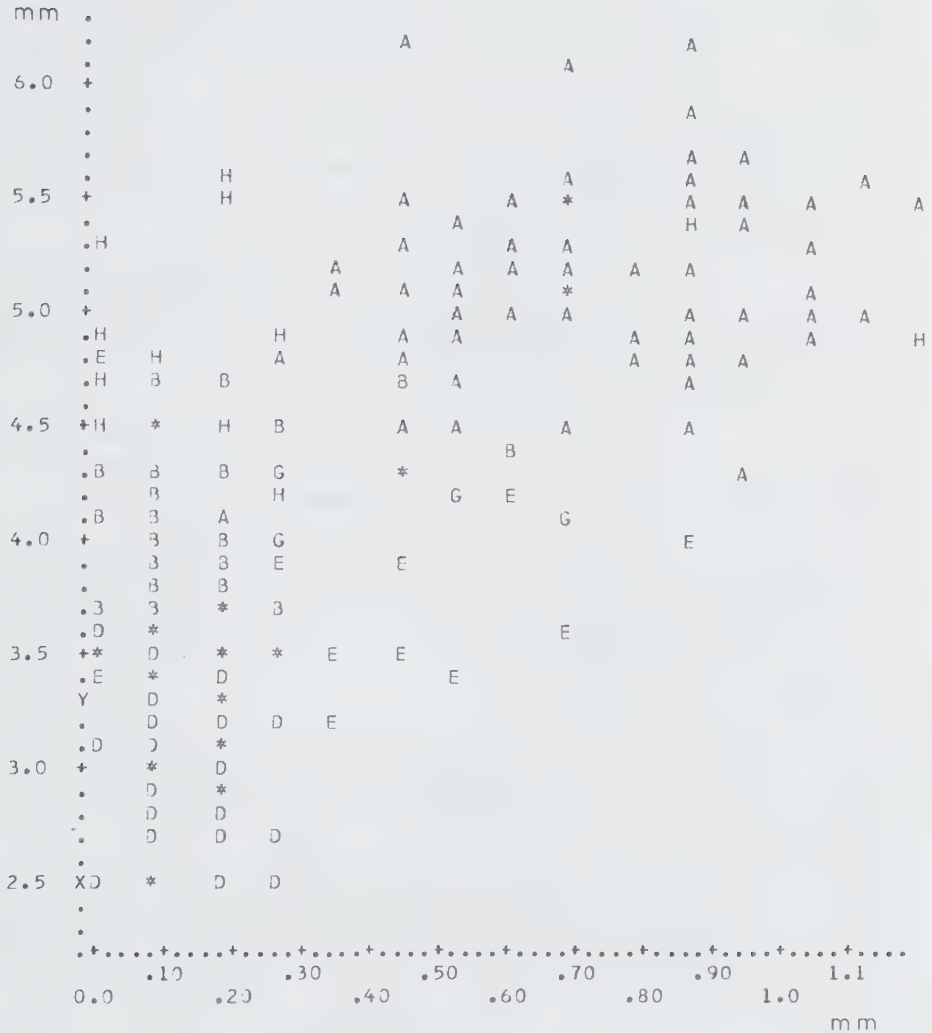
Die Situation an Standorten mit C. flava-, C. lepidocarpa- und C. serotina-Einfluss

Die kompliziertesten Verhältnisse werden an den Standorten "Disentis", "Breil 1" und "3" und "Rammingen" angetroffen. An allen kommen C. lepidocarpa und C. serotina in reiner und C. flava in Form von Rückkreuzungen vor. In der bereits mehrfach erwähnten Diskriminanzanalyse mit den Gruppen C. flava, C. lepidocarpa, C. serotina, C. flava x C. serotina (als bestimmende) und C. lepidocarpa x C. serotina und Rückkreuzungen (als zu bestimmende) wurde dieser Situation Rechnung getragen. Zehn rückgekreuzten Individuen von "Disentis" und fünf von "Breil 1" wurde spezielle Beachtung geschenkt.

Nach 14 Diskriminanzschritten zeigten die Pflanzen von "Breil 1" enge Beziehungen zu C. lepidocarpa. In "Disentis" wurden offenbar verschiedene Rückkreuzungstypen gesammelt. Vier stehen C. flava, einer C. lepidocarpa sehr nahe, drei liegen zwischen C. lepidocarpa und C. flava x C. serotina und zwei zwischen C. flava und diesen beiden.

Obwohl die genaue Ahnenreihe der Rückkreuzungen im Dunkeln bleiben muss, zeigt sich doch, dass C. serotina bei keiner der 15 Pflanzen als Rückkreuzungselter vorkommt. In "Disentis" und "Breil 1" wächst C. serotina erst in mehreren Metern Abstand von den Hybriden in grösserer Dichte. Es kann aber nicht die räumliche Trennung allein sein, die das äusserst seltene

Abbildung 6.1.4.: *C. flava* s.l. -Arten und -Hybride im Streudiagramm der Merkmale "Ligula" (Abszisse) und "Schlauchlänge (N)" (Ordinate) (BMDP-Programm 6D)



Erklärungen:

A = *C. flava* B = *C. lepidocarpa* D = *C. serotina* E = *C. flava* x *C. serotina*
 G = *C. lepidocarpa* x *C. serotina* H = Rückkreuzungen

Wo zwei verschiedene Symbole an einer Stelle gedruckt werden müssten, steht ein Stern.

Entstehen irgend welcher C. serotina-Rückkreuzungen bedingt. Ebenso mag die zweite Blütenzeit von C. serotina eine Rolle spielen (Kap. 3.2., Zusammenfassung). Zudem könnten weitere Faktoren mitwirken, wie z.B. mangelndes Angepasstsein der Rückkreuzungen. Dafür sprechen die Verhältnisse bei C. flava/C. flava x C. serotina/C. serotina, wie sie im Unterkapitel 6.1.1. beschrieben wurden. Der F1-Bastard hat die gleichen ökologischen Bedürfnisse wie C. flava. Möglicherweise wäre die Rückkreuzung zwischen ihm und C. serotina den extremen Bedingungen des C. serotina-Mikrostandortes auch (noch) nicht gewachsen, aber gleichzeitig doch schon zu konkurrenzschwach für den C. flava-Mikrostandort.

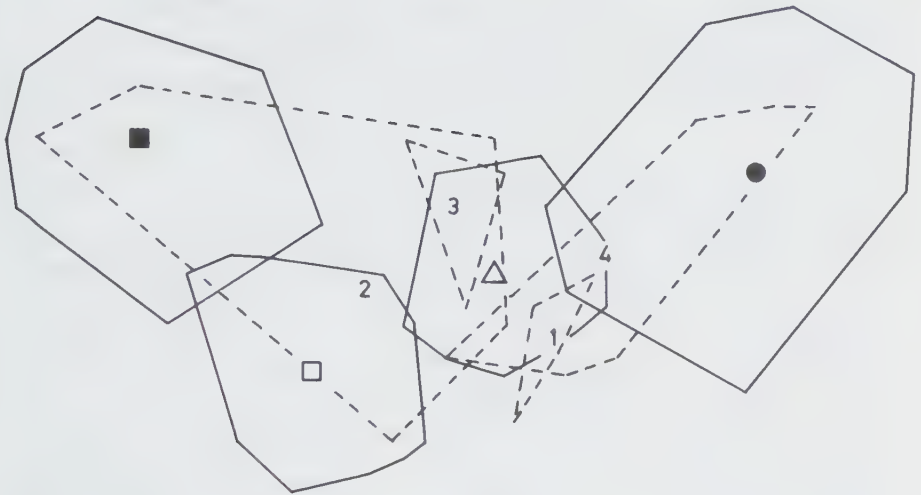
Andere morphologisch erkennbare Rückkreuzungen als die erwähnten wurden nicht ausgemessen. Kryptische Rückkreuzungen wie die von "Kaltbrunn" untersuchte ich logischerweise mit den reinen Arten zusammen.

Die Stellung von Rückkreuzungen, C. flava x C. serotina und C. lepidocarpa x C. serotina zu den Eltern ist im Streudiagramm der Abbildung 6.1.4. nochmals zusammenfassend dargestellt. Die beiden Merkmale "Ligula" und "Schlauchlänge" ergeben zusammen die bestmögliche Dispersion aller berücksichtigten Individuen (aber natürlich eine schlechtere als die kanonischen Variablen der Diskriminanzanalyse nach mehr als zwei Diskriminanzschritten).

Zusammenfassung

In einer zusammenfassenden Diskriminanzanalyse wurden Klassifikationsfunktionen nur mit den Arten C. flava, C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina berechnet und danach C. flava x C. demissa, C. flava x C. serotina, C. lepidocarpa x C. serotina und die Rückkreuzungen klassifiziert. In der durch die ersten zwei kanonischen Variablen gegebenen Ebene sind die Umrisse und Mittelpunkte jeder Gruppe eingezeichnet (Abb. 6.1.5.). Die bestimmenden reinen Arten werden nach den 17 Diskriminanzschritten gut getrennt. Der F1-Bastard von C. flava und C. demissa verhält sich intermediär, der von C. lepidocarpa und C. serotina wie C. lepidocarpa oder intermediär zu C. flava und C. serotina. Die meisten der C. flava x C. serotina-Individuen sind intermediär und werden darum in die Nähe von C. lepidocarpa und C. demissa gerückt. Die von "Benken 2" stehen bei C. sero-

Abbildung 6.1.5.: Diskriminanzanalyse (vgl. im Text) (BMDP-Programm 7M)



Erklärungen:

- | | |
|-------------------------|---------------------------------------|
| ● <u>C. flava</u> | 1 <u>C. flava x C. demissa</u> |
| △ <u>C. lepidocarpa</u> | 2 <u>C. flava x C. serotina</u> |
| □ <u>C. demissa</u> | 3 <u>C. lepidocarpa x C. serotina</u> |
| ■ <u>C. serotina</u> | 4 Rückkreuzungen |

Die bestimmenden Gruppen sind ausgezogen umrandet, die zu bestimmenden gestrichelt. Das Symbol steht im Schwerpunkt des projizierten Zentroides bzw. Ellipsoides (zu bestimmende Gruppen).

tina. Die Gruppe der rückgekreuzten Pflanzen überschneidet sich in der Projektion mit einem Teil derjenigen von C. flava und C. lepidocarpa. Eine grosse Kluft trennt Rückkreuzungen und C. serotina.

6.1.3. Karyologie (Abb. 6.1.6.-6.1.7.)

Chromosomen-Paarungsverhältnisse in der Meiose erlauben in vielen Fällen Aussagen über den Hybridstatus von Pflanzen. Ich untersuchte F1-Bastarde und Rückkreuzungen auf die im Kapitel 5.2. beschriebene Art und Weise.

Die Resultate sind in den Tabellen 6.1.2. und 6.1.3. zusammengestellt, die auch Hinweise auf die Abbildungen geben.

Alle F1-Bastarde (Tab. 6.1.2.) haben stark gestörte Meiosen. Die Zahl der Paarungsstrukturen wechselt in jedem Individuum von Zelle zu Zelle, ist aber allgemein etwas höher als das Mittel der haploiden Chromosomen-

Tabelle 6.1.2.: Chromosomenzahlen von F1-Bastarden

Herkunft	Topfkenn- zeichnung	Pollenmeiose:		Pollenmitose:	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 6.1.6. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- ¹ Bivalente	Anzahl Chro- mosomen		
<u>C. flava x C. demissa:</u>						
Mels 2	*1			29-34	?	
	*2	29-35	3-9 I, 2-5 III _k , (v), 0-3 IV _k , (v)		ca. 66	a. -b. *
	*3			30-33	?	c. -d.
	*6			28-33	?	
<u>C. flava x C. serotina:</u>						
Kreuzlingen	*f1			33-35 (?)	?	e.
	*4			28 (?) -38	?	f.
	*6	33-38	4-9 I, 2-5 III, 1, 2 IV		?	
	*7	33-37 (?)	?		?	g.
	*8	31-37	4-13 I, 1-4 III _k , (v), 0-(2) IV _k , v', 0, (1) V _k		ca. 66	
	*9			28 (?) -33	?	
	*10	35-38 (?)	?		?	
	*12	34-37	3-14 I, 2-4 III _k , 0, 1 IV _k , v', 0, 1 V _k , (v)		?	
Benken 1	*1	32-38	4-12 I, 2-4 III _k , 0, 1 IV _k		65 od. 66	
	*2			30, 31, <u>32</u>	?	h. -i.
	*4			(28), 31, (32, 33)	?	k. -l.
	*6	30-35	I, III _k , IV _k , V _k		ca. 65	
	*9	33-35	viele I, ...		?	
Benken 2	2-	30-34 (-39 ?)	5-9 I, III, IV		ca. 66	m.
	3	29-35	I, III _k , IV _k , v', V _v		?	n.
	4			28-35 (?)	?	

¹ I = Uni-, III = Tri-, IV = Quadivalent, ...; Index k: kettenförmige, v: vieleckförmige Multivalente. Fehlt die arabische Zahl vor einer römischen, so wurde die Menge der entsprechenden Uni- oder Multivalente nicht bestimmt.

² *: Photographie; andere Abbildungen: Zeichnungen.

Erklärungen:

Die relative Häufigkeit der Zahlen in der 3. bis 6. Kolonne für jedes Individuum wurde durch Klammersetzung oder Unterstreichung in drei Klassen eingeteilt. Fragezeichen deuten auf fehlende Angaben hin; stehen sie in Klammern, so sind die zugehörigen Angaben wahrscheinlich richtig.

Tabelle 6.1.3.: Chromosomenzahlen von Rückkreuzungen

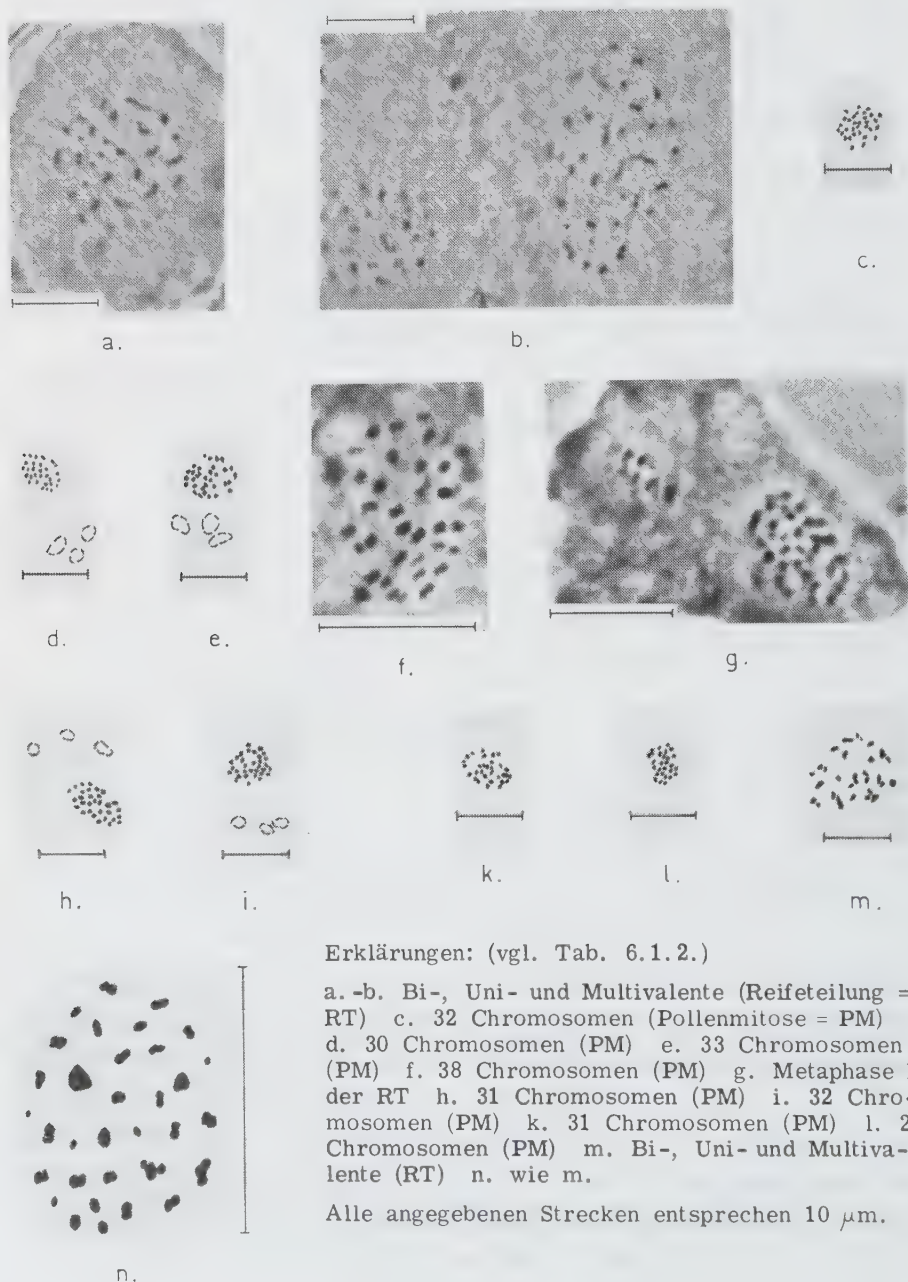
Herkunft	Topfkenn- zeichnung*	Pollenmeiose:		Pollenmitose:	resultieren- der diploider Zustand	Abbildung ² Nr. 6.1.7. ...
		Anzahl Uni-, Bi- u. Multivalente total	Anzahl Nicht- ¹ Bivalente	Anzahl Chro- mosomen		
<u>C. flava x (C. flava x C. lepidocarpa):</u>						
Filzbach 1	6	30, 31	0, 1 III _k , 0, 1 IV _v	.	ca. 62	
<u>C. flava x (C. lepidocarpa x ?):</u>						
Lauterbrunnen 1	2			32, 33	ca. 65	
	4			(30-) 32, 33	ca. 64	a.
	5	32, (33)	0, 1 IV (?)		64, 66	
<u>C. "flavella" x (C. distans x C. "flavella"):</u>						
Lauterbrunnen 2	1	26-38	2-10 I, 0-5 III, 0-4 IV _k , lange Ketten		?	
<u>C. lepidocarpa x (C. flava x ?):</u>						
Breil 1	1			33, 34, 35	ca. 68	(b. -c.)
	3	32-35	2 I, III, 0, 1 IV _k , (0), 1 V _k		?	
	6	(31), 33, 34 (-36)	0, 2 I, 0, (1) IV		(64, 66), 68, (70)	d.*
	8	34	0	32-(35, 36)	(ca.) 68	e.
<u>C. lepidocarpa x (? x ?):</u>						
Disentis	3	(33-) 35	(0)-2 I, (0), 1, (2) III _k , v		67-70	f.-g.*
	7	(33), 34, 35	0, 2 I, 0, 1 IV _k , 0, 1 V _k		68-70	h.*
Rammingen (D)	2			(32-) 34 (-36)	ca. 68	
<u>C. lepidocarpa x (C. serotina x ?):</u>						
Breil 2	1			(29), 32, 33, 34, 35	?	
	4			(32), 33, 34	ca. 66	
	5	32-35	(0-) 2 I, 1 (-3) III, 0, (1) IV _k , (0), 1 V _k		?	i..k.*
<u>C. demissa x (C. flava x C. demissa):</u>						
Mels 1	(gekeimt)			32-38	?	

Anmerkung 1 und Erklärungen vgl. Tab. 6.1.2.

² *: Photographie; andere Abbildungen: Zeichnungen. Klammern weisen darauf hin, dass die entsprechenden Abbildungen einen allgemeinen karyologischen Sachverhalt von C. flava s.l.-Hybriden zeigen.

zahlen der Eltern-Arten. Dies steht im Gegensatz zu Beobachtungen von Faulkner (1972), der bei Bastarden aus der C.-Sektion Acutae meist gleiche oder leicht tiefer liegende Zahlen als das Elternmittel fand. Die Erklärung dafür sind weniger stark gestörte Meiosen bei Acutae-Bastarden, insbesondere das teilweise Fehlen von Univalenten. Faulkner fand bei F1-Bastarden vor allem kettenförmige Trivalente; Davies (1955) und ich bei C. flava s.l.-F1-Bastarden auch zahlreiche Univalente und Ketten von vier, fünf und gelegentlich mehr Chromosomen. Während Faulkner kaum Unterschiede zwi-

Abbildung 6.1.6.: Karyologische Präparate von F1-Bastarden

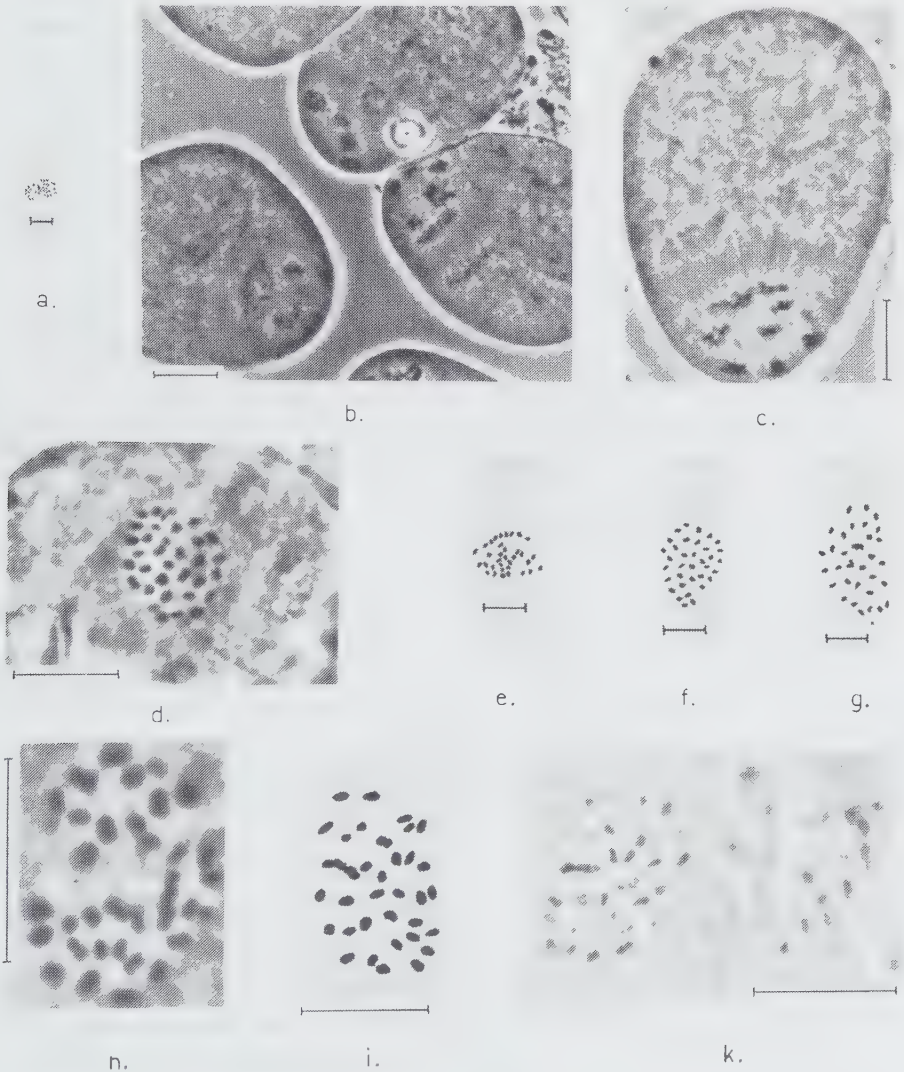


Erklärungen: (vgl. Tab. 6.1.2.)

a. -b. Bi-, Uni- und Multivalente (Reifeteilung = RT) c. 32 Chromosomen (Pollenmitose = PM)
d. 30 Chromosomen (PM) e. 33 Chromosomen (PM) f. 38 Chromosomen (PM) g. Metaphase II der RT
h. 31 Chromosomen (PM) i. 32 Chromosomen (PM) k. 31 Chromosomen (PM) l. 28 Chromosomen (PM) m. Bi-, Uni- und Multivalente (RT) n. wie m.

Alle angegebenen Strecken entsprechen 10 μ m.

Abbildung 6.1.7.: Karyologische Präparate von Rückkreuzungen



Erklärungen: (vgl. Tab. 6.1.3.)

a. 32 Chromosomen (Pollenmitose = PM) b.-c. PM mit mehr als drei Reifeteilungskernen nach der Reifeteilung (= RT) d. 34 Bivalente (RT) e. 34 Bivalente (RT) f. 35 Bivalente (RT) g. 30 Bi-, 2 Trivalente und 1 Univ. (RT) h. 31 Bi-, 2 Univalente und 1 Kette von 5 Chromosomen (RT) (1 Bivalent ausserhalb der Bildebene) i. wie h. k. 1 Kette von 5 Chromosomen (RT)

Alle angegebenen Strecken entsprechen 10 µm.

schen verschiedenen Kreuzungen beobachtete, stellte Davies fest, dass die Meiosestörungen mit zunehmender Ähnlichkeit der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern abnehmen. Ich kann Davies weder bestätigen noch widersprechen, da ich bisher erst Bastarde zwischen C. flava (tiefste Chromosomenzahl der Gruppe) und C. demissa bzw. C. serotina (beide mit der höchsten Chromosomenzahl der Gruppe) karyologisch untersucht habe.

Alle Rückkreuzungen haben schwächer gestörte Meiosen als F1-Bastarde (Tab. 6.1.3.). Ausnahmen bilden die Pflanze von "Lauterbrunnen 2", bei welcher Introgression von einer Nicht-C. flava s.l. -Art vorliegt, und die bereits früher erwähnten kryptischen Rückkreuzungen von "Kaltbrunn" (Unterkap. 5.2.2.). Trotzdem könnte man sich fragen, ob es sich bei den vielen C. lepidocarpa-Rückkreuzungen nicht teilweise um F1-Bastarde mit C. serotina handle, da sich die beiden Eltern in ihrem Karyotyp ja nur um ein Bivalent unterscheiden. Viele Gründe sprechen dagegen:

1. C. lepidocarpa x C. serotina-Pflanzen von "Breil 3" sind im Gegensatz zu allen C. lepidocarpa-Rückkreuzungen völlig steril.
2. Bastarde von Davies (1955) zwischen C. lepidocarpa und C. demissa zeigten ausgeprägtere Meiosestörungen als meine Rückkreuzungen.
3. Die Zahl der Paarungsstrukturen ändert von Zelle zu Zelle weniger als bei F1-Bastarden. So haben z.B. die Individuen "Breil 1 - Topf 3" und "Breil 2 - Topf 5" ziemlich regelmässig eine Kette von fünf Chromosomen in ihren Pollenmutterzellen.

Lassen sich bei richtiger Interpretation der Meiosen hybridogener Pflanzen Rückschlüsse auf die diploide Chromosomenzahl und damit auf den Karyotyp der Eltern ziehen? Offenbar nur sehr selten. Es gelingt zwar immer, die meisten Bivalente, Univalente und Multivalente zu erkennen, aber ebenso regelmässig bleiben einige nicht zu identifizierende Paarungsstrukturen übrig. Es wäre falsch, den Durchschnitt mehrerer approximativer Zählungen als die wahre diploide Zahl anzusehen, da man immer auch mit einer Karyotypvariabilität innerhalb des Individuums rechnen muss (Kap. 5.2.). Eine solche ist bei Rückkreuzungen wie denjenigen von "Disentis" eindeutig vorhanden. Bisher gelang es offenbar Dietrich (1964) am besten, Meiosen von Carex-Bastarden zu verstehen. Er untersuchte natürliche C. "flavella" x

C. demissa-Individuen und kam beim Addieren der Einheiten in der Meiose stets auf 65 Chromosomen. Darauf kommt man auch rechnerisch durch Mitteln der diploiden Chromosomenzahlen der Eltern.

Zusammenfassung

Die stark gestörten Meiosen von C. flava s.l. -Bastarden beweisen, dass in der Evolution der Artengruppe neben einfacher Fragmentation auch strukturelle Chromosomenveränderungen eine Rolle spielten. Translokationen mussten häufig vorkommen und führen zu den kettenförmigen Multivalenten mit bis zu mehr als fünf Chromosomen. Bei der von Faulkner (1972) studierten C.-Sektion Acutae ist der Anteil der Multivalente in Bastarden viel kleiner, und Ketten von mehr als drei Chromosomen kommen selten vor. Daraus kann man die Hypothese ableiten, dass bei Carex-Arten mit K-Strategie die Chromosomenstrukturveränderungen langsamer vor sich gehen als bei solchen mit r-Strategie (vgl. Kap. 5.2., S. 306).

Rückkreuzungen haben weniger gestörte Meiosen als die F1-Bastarde. Dies steht auch in Einklang mit ihrer grösseren Fertilität. Die Bildung von Introgressionsschwärmen an langlebigen Standorten wird dadurch begünstigt.

Es sollte nicht unerwähnt bleiben, dass hybridogene Pflanzen neben den normalen Meiosestörungen auch viel häufiger als die reinen Arten eine gestörte Pollenkornentwicklung überhaupt haben. Beispiele sind Heterokinese in Anaphase II der Meiose oder die Bildung von mehr als drei Restitutionskernen in den Pollenkörnern (Abb. 6.1.7.b.-c.).

6.1.4. Fertilität

Neben dem Studium der Meiose ist die Analyse von Daten über Samenansatz und Pollenfertilität das beste Instrument zum Verständnis der Bastardnatur von C. flava s.l. -Pflanzen. Obwohl F1-Bastarde primär meist durch ihr intermediäres Aussehen auffallen, ist gerade die Sterilität ihr sicherstes Merkmal. Rückkreuzungen, die sich z.T. morphologisch nicht mehr von reinen Arten unterscheiden lassen (kryptische Rückkreuzungen), kann man erst aufgrund gestörter Meiose und reduzierter Fertilität sicher bestimmen. Ich versuchte aber so weit als möglich, reduzierte Fertilität nicht als De-

finition für Hybride zu verwenden. Konsequenterweise habe ich darum wenigstens die Pollenfertilität erst nach der Niederschrift der karyologischen Kapitel (5.2. und 6.1.3.) und nach der Verwertung der bestimmten Samenansätze untersucht.

In diesem Unterkapitel beschreibe ich auch die Fertilität der reinen Arten, da Vergleichsmöglichkeiten entscheidend sind.

6.1.4.1. Samenansatz

Unter Samenansatz verstehe ich das Verhältnis von entwickelten Samen zur Summe der unentwickelten und entwickelten Samen. Die Unterscheidung zwischen leeren und gefüllten Fruchtschläuchen bietet keine Probleme. Völlig sterile Fruchtstände fallen durch strohweisse Farbe auf und lassen sich zwischen zwei Fingern zusammenpressen.

Ich sammelte Samen an natürlichen Standorten und solche von eingetopften Pflanzen, die im selben Frühjahr verpflanzt worden waren. Die Resultate sind in Abbildung 6.1.8. und Tabelle 6.1.5. zusammengefasst.

Wie ein Vergleich zeigt, ist der Samenansatz in Kultur durchschnittlich etwas niedriger als in Natur. Alle reinen Arten können über 90 % guten Samen ansetzen. Samenansätze bis zu 70 % entsprechen noch der Norm. Tieferer Samenansatz bedürfen einer biologischen Erklärung:

1. Von einer einzigen Ausnahme ("Rammingen": 1 Same) abgesehen, fand ich bei den F1-Bastarden keine Samen. Auch aus dem "Neuweier" unter-

Erklärungen zu Abbildung 6.1.8.:

Die Proben der Abbildungen a.-e. wurden 1978 gesammelt und je 50 Früchte davon untersucht; die der Abbildungen f.-g. 1975 gesammelt und je 100 bis 153 Früchte davon untersucht.

a. ☐ C. flava ☒ C. "flavella"

d., g. C. serotina

b. C. lepidocarpa

f. C. flava

c. C. demissa

e. F1-Bastarde und Rückkreuzungen:

Rammingen: C. lepidocarpa x (C. flava x ?)

Kaltbrunn: C. flava x (C. flava x ?)

Disentis: C. lepidocarpa x (? x ?)

Mels 2: C. flava x C. demissa

Breil 1: C. lepidocarpa x (C. flava x ?)

Rammingen: ? x C. serotina

Benken 2: C. flava x (C. flava x C. serotina)

Benken 2: C. flava x C. serotina

Abbildung 6.1.8.: Samenansatz am natürlichen Standort

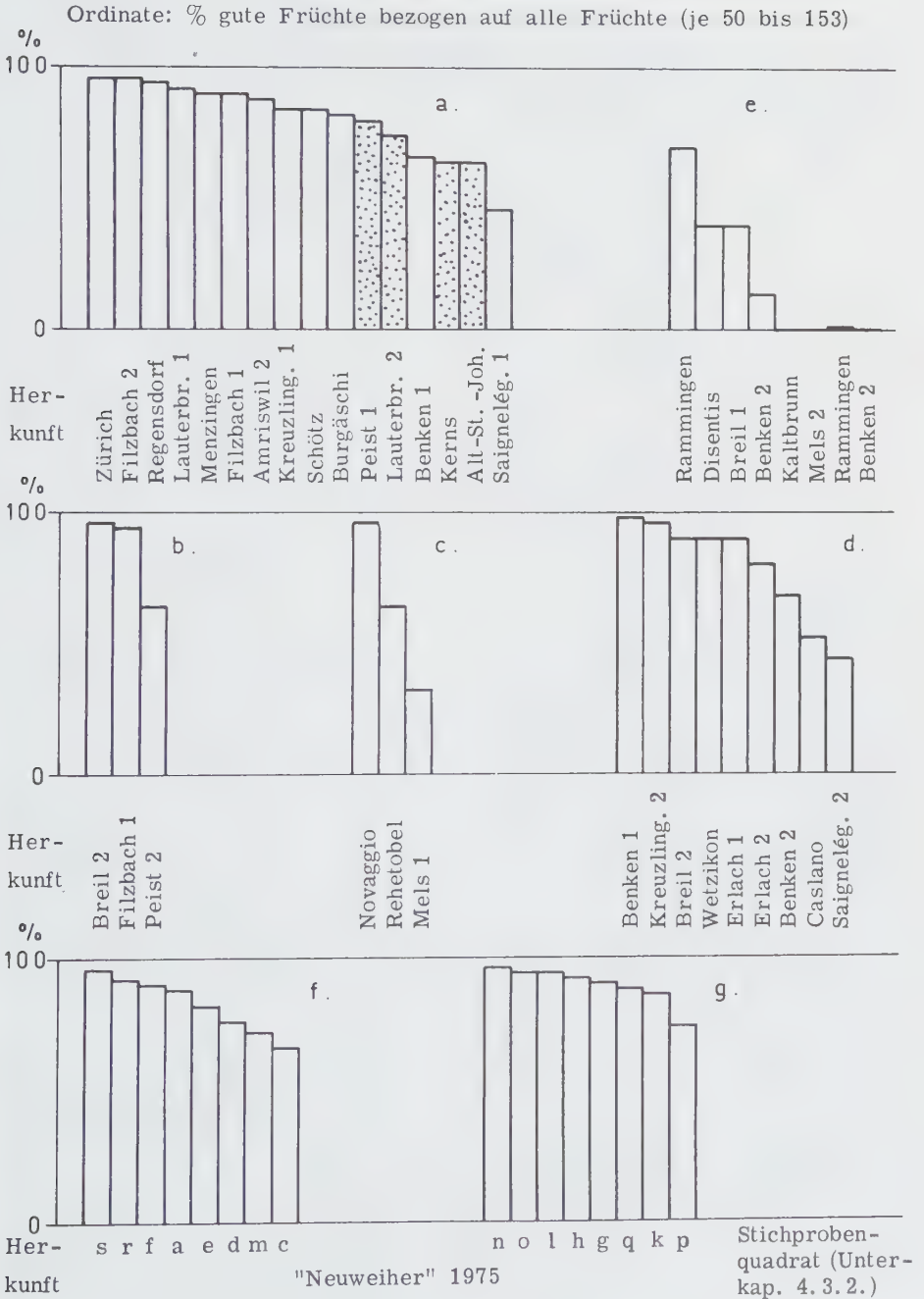


Tabelle 6.1.5.: Samenansatz kultivierter C. flava s.l. -Pflanzen 1978/79

Art	Herkunft	Topfkennzeichnung	Samenansatz ¹
<u>C. flava</u>	Lauterbrunnen 1	6	—
	Rüte 2	6	—
	Mels 1	1 (1978)	—
		1 (1979)	—
		2	—
		5	—
	Menzingen	3	—
	Amriswil 2	1	—
		7	—
	Schötz	4	—
	Burgäschi	1	—
		4	—
		7	—
	Zürich	4	—
	Regensdorf	1	—
		7	—
	Nussbaumen	2	—
		6	—
	Filzbach 2	6 2	—
<u>C. "flavella"</u>	Kerns	2	—
	Peist 2	12	—
	Lauterbrunnen 2	2	—
		4	—
	Lauterbrunnen 3	4	—
		5	—
	Alt-St. -Johann	5	—
<u>C. lepidocarpa</u>	Disentis	4	—
	Breil 1	2	—
		4	—
		5	—
	Breil 2	2	—
		7	—
	Filzbach 1	2	—
<u>C. demissa</u>		3	—
	Mels 1	7	—
	Rehetobel	1	—
<u>C. serotina</u>		6	—
	Disentis	6 (1978)	—
		6 (1979)	—
	Breil 2	3	—

Anmerkungen am Tabellenende

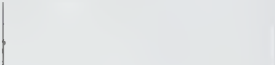
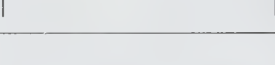
Tabelle 6.1.5.: Fortsetzung

Art	*Herkunft	Topfkennzeichnung	Samenansatz ¹	
<u>(C. serotina)</u>	Wetzikon	7	_____	
		9	_____	
	- 2	_____		
	6	_____		
	7 (1978)	_____		
	7 (1979)	_____		
	f2	_____		
	Erlach 1	f3	_____	
		2	_____	
	Erlach 2	7	_____	
		6	_____	
	Benken 1	7	_____	
		2	_____	
	Caslano	4	_____	
		2	_____	
		7	_____	
	<u>C. flava x C. demissa</u>			
	Mels 2	*3	_____	
*6		_____		
<u>C. flava x C. serotina</u>				
Kreuzlingen	*4	_____		
	*6	_____		
	*11	_____		
	*4	_____		
	*5	_____		
	*7	_____		
	*8	_____		
	*9	_____		

<u>C. flava x (C. flava x C. serotina)</u>				
Kreuzlingen 1	4	_____		
<u>C. flava x (C. flava x ?)</u>				
Kaltbrunn	6	_____		
- 2	_____			
<u>C. flava x (C. lepidocarpa x ?)</u>				
Lauterbrunnen 1	4	_____		
<u>C. lepidocarpa x (C. flava x ?)</u>				
Breil 1	1	_____		
	3 (1978)	_____		
	3 (1979)	_____		

Anmerkungen am Tabellenende

Tabelle 6.1.5.: Fortsetzung

Art	Herkunft	Topfkennzeichnung	Samenansatz ¹
<u>(C. lepidocarpa x (C. flava x ?))</u>	(Breil 1)	6	
		8	
<u>C. lepidocarpa x (C. serotina x ?)</u>	Breil 2	1	
		4	
		5	
<u>C. demissa x (C. flava x C. demissa)</u>	Mels 1	4	

¹ Striche: Anteil Fruchtschläuche ohne entwickelte Samen; Spanne: 100 %

² Kultivierte Pflanzen, die nicht in der Liste (Tab. 1.4.1.) aufgeführt wurden

suchte ich 1975 zahlreiche F1-Bastarde, die ebenfalls stets nur leere Schläuche aufwiesen.

2. Rückgekreuzte Pflanzen haben geringen Samenansatz. Die kryptischen Rückkreuzungen von "Kaltbrunn" sind fast völlig steril. Da sie auch besonders starke Meiosestörungen aufweisen, wäre es möglich, dass hier Introgression von einer Art ausserhalb der C. flava-Gruppe vorliegt. In der näheren Umgebung des Standortes fand ich nur C. distans als möglichen Partner. Bis vor kurzem kamen aber auch noch C. serotina und C. flava x C. serotina vor (Angabe Dr. Seitter, Sargans). Eine Kombination mit letzteren ist aufgrund der Morphologie und Vitalität der rückgekreuzten Pflanzen wahrscheinlicher. Möglicherweise gibt es auch in "Rehetobel" (Elternart C. demissa) und "Caslano" (Elternart C. serotina) kryptische Rückkreuzungen. An beiden Standorten sind auch F1-Bastarde vorhanden: in "Rehetobel" C. flava x C. demissa und in "Caslano" C. punctata x C. serotina. Bei den an diesen natürlichen Standorten gesammelten Samen kann daher nicht ausgeschlossen werden, dass die Proben von Pflanzen verschiedener genetischer Herkunft gesammelt wurden. C. demissa-Rückkreuzungen von "Mels 1" liessen sich am natürlichen Standort nicht von reinen C. demissa unterscheiden.

den. Auch hier ist also der Samenansatz für die reine Art wahrscheinlich zu tief geschätzt.

3. In "Saignelégier 1" und im "Neuweiher" (z.B. Stichprobenort c) konnte ich jeweils feststellen, dass C. flava im Schatten weniger Samen ansetzt als im Licht. Bei den C. serotina-Individuen von "Saignelégier 2" konnte ich nicht herausfinden, ob Erbgut oder Umwelt "schlecht" waren. Es muss aber daran erinnert werden, dass sie karyologisch und morphologisch von guten C. serotina leicht abweichen. Auch kommen am Standort ganz wenige untypische C. flava x C. serotina-Pflanzen vor.

4. C. "flavella" hat an natürlichen Standorten einen tieferen Samenansatz als die andern Arten. Dies könnte der extremen Witterung in Berglagen zuzuschreiben sein. Der Samenansatz nahm im Gegensatz zur Wuchshöhe der Pflanzen im zweiten Jahr (1979) in Kultur zu.

5. Die restlichen tiefen Samenansätze beziehen sich nur auf Pflanzen in Kultur. In den meisten dieser Fälle hatte die Verpflanzung einen negativen Einfluss auf die Vitalität der Pflanzen.

Für eine genaue statistische Auswertung sind die Stichproben zu klein. Vielleicht liesse sich in ausführlicheren Untersuchungen nachweisen, dass C. serotina durchschnittlich den höheren Samenansatz als C. flava hat. Die Erklärung dafür wäre dann eher im karyologischen als im blütenbiologischen Bereich direkt zu suchen: C. serotina ist genetisch die reinere Art als C. flava (Kap. 5.2.).

6.1.4.2. Pollenfertilität

Material und Methoden:

Faulkner (1972) fand bei der Untersuchung von Hybriden der C.-Sektion Acutae nur eine Pflanze mit vielen völlig leeren Pollenkörnern. Dafür konnte er die Qualität des Pollens gut aufgrund der Grössenvariabilität messen. Alle seine Hybride zeigten eine stärkere Variabilität als reine Arten.

Von kultivierten Pflanzen sammelte ich Pollen und färbte sie mit Feulgen-Gel. Ich konnte feststellen, dass auch bei C. flava s.l.-Hybriden Pollenkörner fast immer einen färbbaren Inhalt aufweisen. Ausnahmen sind die C. flava x C. demissa-Stöcke von "Mels 2". Ich bestimmte daher wie Faulk-

ner die Grössenvariabilität der Pollenkörner. Bei etwa 80 Pflanzen wurde an je 20 Pollenkörnern die Länge und Breite gemessen und festgehalten, ob sie geschrumpft waren. Für jede Pflanze wurden sodann Durchschnittswerte, Standardabweichungen, Standardfehler und Kovarianz berechnet. Die erhaltenen Masszahlen testete ich in Varianzanalysen (BMDP-Programm 7D) auf gleiche Mittelwerte.

Ergebnisse:

Alle Arten haben durchschnittlich gleich grosse Pollenkörner, doch sind die grössten bei C. lepidocarpa und C. demissa zu finden. In der Variabilität bestehen ebenfalls keine Unterschiede zwischen den Arten.

Wie fällt der Vergleich der reinen Arten mit F1-Bastarden und mit Rückkreuzungen aus? In Abbildung 6.1.9. sind die kürzesten 95 %-Vertrauensintervalle (nach "winsorization", Dixon & Brown (1977)) für die Mittelwerte der Masszahlen dargestellt. Aus der Abbildung ist ersichtlich, dass F1-Bastarde durchschnittlich hoch signifikant kleinere Pollenkörner haben als die reinen Arten und Rückkreuzungen. Dagegen unterscheiden sich die Standardabweichungen und Standardfehler nicht einmal im Mittel. Rückkreuzungen zeichnen sich gegenüber reinen Arten und F1-Bastarden durch eine durchschnittlich grössere Kovarianz aus. Biologisch scheint dies allerdings nichts auszusagen.

Die Grössenvariabilität kann also kein Mass für die Güte des Pollens bei C. flava s.l. sein. Es fiel nun aber bei den Messungen auf, dass ab und zu Pollenkörner mit leicht bis stark kollabierten Wänden vorkommen; dies, im Gegensatz zur C.-Sektion Acutae, sogar regelmässig bei hybridogenen Pflanzen. Beispiele gibt Abbildung 6.1.10., und in Tabelle 6.1.6. sind die entsprechenden Resultate dargestellt.

Der Pollen der fünf untersuchten F1-Bastarde und der kryptischen Rückkreuzungen von "Kaltbrunn" ist meist geschrumpft. Nach Davies (1955) haben Bastarde zwischen C. flava s.l.-Arten nie völlig sterilen, sondern meist etwa 20-35 % guten Pollen. Ich nehme an, dass sie mit Pollenfertilität den Prozentsatz nicht geschrumpfter Pollenkörner einer Pflanze meint. Verglichen mit der geringen Pollenfertilität meiner F1-Bastarde scheint sich ein Widerspruch zu ergeben. Dem muss jedoch nicht so sein: Davies

Abbildung 6.1.9.: Masszahlen der Pollengrößen von *C. flava* s.l. -Pflanzen
(Varianzanalyse, BMDP-Programm 7D)

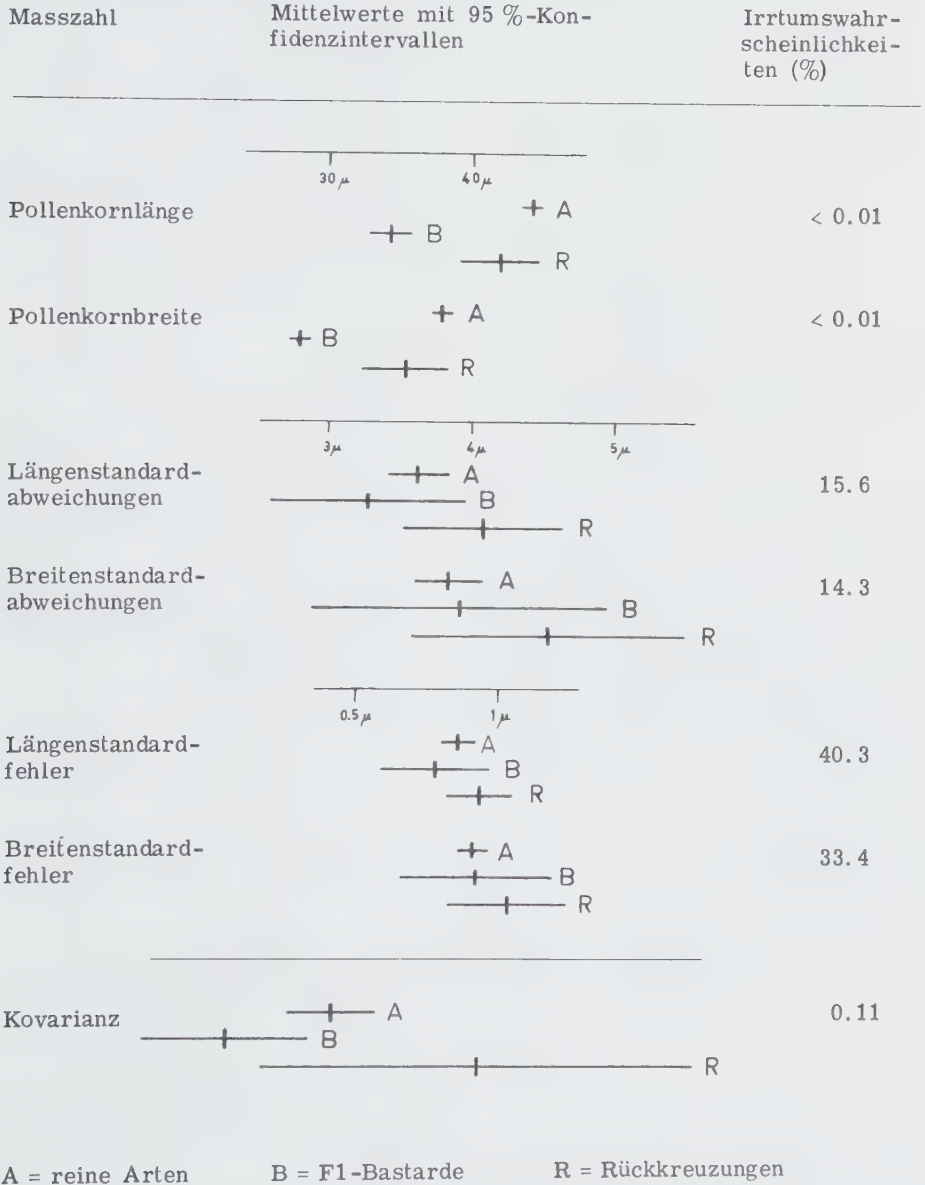


Tabelle 6.1.6.: Pollenfertilität kultivierter C. flava s.l. -Pflanzen 1978/79

Art	Herkunft	Topfkennzeichnung	Pollenfertilität ¹
<u>C. flava</u>	Rüte 2	2	
		4	
		6	
	Mels 1	1	
	Menzingen	2	
		3	
	Amriswil 2	2	
		4	
		7	
	Kreuzlingen 1	5	
		7	
	Schötz	4	
		5	
	Burgäschi	3	
		4	
		5	
	Zürich	2	
		4	
		7	
		8	
	Regensdorf	4	
	Nussbaumen	1	
		5	
		7	
	Filzbach 2	6	
<u>C. "flavella"</u>	Lauterbrunnen 3	1	
		6	
	Alt-St. -Johann	1	
		3	
		5	
<u>C. lepidocarpa</u>	Peist 2	1	
		7	
	Disentis	4	
	Breil 1	2	
		4	
		5	
	Filzbach 1	2	
		3	
		4	
		7	
	Rammingen	1'	

Anmerkungen am Tabellenende

Tabelle 6.1.6.: Fortsetzung

Art	• Herkunft	Topfkennzeichnung	Pollenfertilität ¹
<u>C. demissa</u>	Mels 1	6	-
		7	-
	Mels 2	4	-
	Rehetobel	3	-
	Novaggio	6	-
		1	-
<u>C. serotina</u>	Saignelégier 2	7	-
	Wetzikon	2	-
		9	-
		4	-
	Kreuzlingen 2	5	-
		f2	-
		f3	-
	Erlach 1	7	-
	Erlach 2	1	-
		7	-
	Benken 1	1	-
		2	-
		4	-
<u>C. flava x C. serotina</u>	Kreuzlingen	4	-
		*10	-
		*9	-
<u>C. flava x C. demissa</u>	Mels 2	1	-
		*3	-
		*6	-
<u>C. flava x (C. lepidocarpa x ?)</u>	Lauterbrunnen 1	2	-
		4	-
		5	-
<u>C. flava x (C. flava x ?)</u>	Kaltbrunn	6	-
		6	-
<u>C. lepidocarpa x (C. flava x ?)</u>	Breil 1	1	-
		8	-
<u>C. lepidocarpa x (C. serotina x ?)</u>	Breil 2	4	-
		5	-

Anmerkungen am Tabellenende

Tabelle 6.1.6.: Fortsetzung

Art	Herkunft	Topfkennzeichnung	Pollenfertilität ¹
<u>C. lepidocarpa</u> x (? x ?)	Disentis	3	
<u>C. demissa</u> x (<u>C. flava</u> x <u>C. demissa</u>)	Mels 1	4	

¹ Dicke Striche: Anteil geschrumpfter Pollenkörner; dünne Striche: Anteil leicht geschrumpfter Pollenkörner; Spanne: 100 %

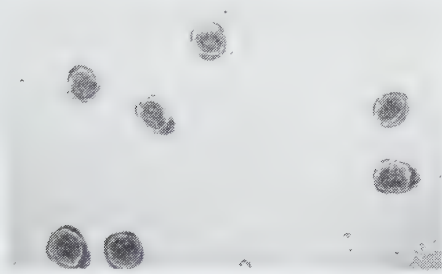
untersuchte vor allem F1-Bastarde zwischen den Arten C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina, während ich solche mit C. flava als einem Elternteil analysierte. Diese Art steht karyologisch von den andern drei am entferntesten. Darum ist bei Kreuzungen mit C. flava die Pollenentwicklung besonders stark gestört. Wie ich bei den kultivierten Bastarden feststellen konnte, kommt es dann mehrheitlich nicht einmal zur Anthese im männlichen Aehrchen. Unter den Rückkreuzungen (ohne "Kaltbrunn") ist die Pollenfertilität stets grösser als bei den von Davies (1955) und von mir untersuchten F1-Bastarden, aber meist kleiner als bei den reinen Arten.

Zusammenfassung

Alle Arten der C. flava s.l. können Bastardierung mit andern Gliedern der Gruppe oder nah verwandten Arten, wie C. hostiana, C. distans und C. punctata, eingehen. F1-Bastarde haben stark gestörte Meiosen, völlig sterile Samenanlagen und auch nur wenig guten Pollen. Rückkreuzung mit einem Elter als Mutterpflanze führt vor allem zu Introgression in Richtung der grosswüchsigen C. flava und C. lepidocarpa.

Trotz der Regelmässigkeit, mit der Hybride in unmittelbarer Nähe beider Eltern entstehen, sind die Isolationsmechanismen zwischen den Arten ausreichend für ihre Reinerhaltung. Obwohl C. flava s.l. sich zu einem guten Teil durch Samen vermehrt, entstehen Introgressionsschwärme zu langsam, gemessen an der Kurzlebigkeit der Standorte. C. serotina als starker r-

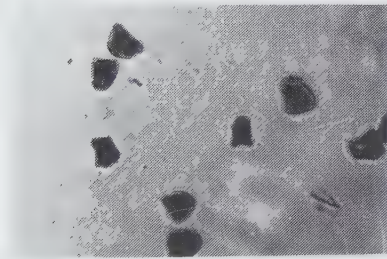
Abbildung 6.1.10.: Pollen von C. flava s.l.



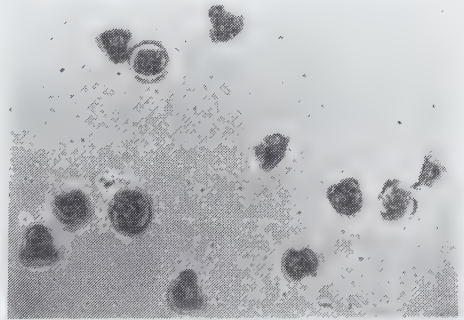
0.1 mm

a. C. lepidocarpa, "Breil 1 - Topf 2"

0.1 mm



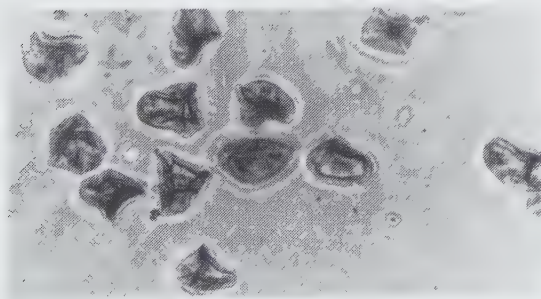
b. C. lepidocarpa x (C. serotina x ?), "Breil 2 - Topf 5"



0.1 mm

c. C. flava x (C. lepidocarpa x ?), "Lauterbrunnen 1 - Topf 4"

10 µm



d. C. flava x C. demissa, "Mels 2 - Topf *3"

Strategie ist dadurch am besten vor genetischer Verunreinigung geschützt. Hinzu kommt bei dieser Art, dass sie häufig nochmals blüht, wenn die anderen Arten bereits fruchten, und dass Hybride für ihren Standort zu schlecht angepasst sind.

Im Vergleich mit Gross-Seggen, z.B. den von Faulkner (1973) untersuchten der C.-Sektion Acutae, findet man bei C. flava s.l. häufiger Bastarde in der Natur. Dies scheint paradox zu sein, weil die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb ihrer Artengruppe nicht enger sind, als die zwischen Arten der C.-Sektion Acutae. (Letztere haben sogar fertile F1-Bastarde mit weniger stark gestörter Meiose als C. flava s.l.-Bastarde (Faulkner (1973)) und sind sich ökologisch und morphologisch (B. Bressoud, mündliche Mitteilung (1979)) eventuell ähnlicher als Arten der C. flava s.l.!) Die Gross-Seggen sind K-Strategen. D.h. sie wachsen in dichten Populationen und vermehren sich vor allem vegetativ. Da sie aber an ihren Standorten über längere Zeit vorkommen, sollte die Chance für die Entstehung eines Bastardes nicht geringer sein als bei Kleinseggen mit r-Strategie wie C. flava s.l. Man muss daher annehmen, dass Bastarde der erwähnten Gross-Seggen den Elternarten konkurrenz-mässig, insbesondere in der Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung, unterlegen sind. Dies wäre vergleichbar mit der Situation von C. serotina: In beiden Fällen sind die Eltern zu stark auf eine Strategie (K- bzw. r-Strategie) spezialisiert, um von Bastarden nachgeahmt werden zu können. Es würde sich lohnen, diese Hypothese für Gross-Seggen zu prüfen, sowohl in jungen als auch in alten Mischpopulationen.

Zum Schluss muss doch noch an die im Kapitel 5.2. geäußerte Hypothese der stabilisierten Rückkreuzungen erinnert werden. Wäre es denkbar, dass Introgression, vor allem in Richtung von C. flava, entgegen gemachter Äusserungen häufig vorkommt? Zwar sind Rückkreuzungen, die F1-Bastarden morphologisch (und damit verwandtschaftlich) nahe stehen, reduziert fertil. Je näher sich die Rückkreuzungen aber dem Art-Elter nähern, desto fertiler sind sie möglicherweise. Genau das käme einem Stabilisierungsprozess gleich. Vielleicht ist damit tatsächlich die Erklärung der meisten in Kapitel 5.2. angeschnittenen Probleme gefunden worden. Auch bei der Existenz stabilisierter (und zugleich kryptischer) Rückkreuzungen kann man

aber von einer wirksamen Isolation der Art, meist C. flava, sprechen: Es bestehen keine biologisch relevanten Unterschiede mehr zwischen solchen Rückkreuzungen und der reinen Art.

6.2. EXPERIMENTELLE HYBRIDE

Material und Methoden

Bei der Kreuzung verschiedener kultivierter C. flava s.l.-Pflanzen wurde nach der im Kapitel 3.2. beschriebenen Methode vorgegangen. Die meisten Kreuzungen nahm ich 1978 vor. Da mir damals noch nicht die Identität sämtlicher Pflanzen bekannt war, liess sich bei der Versuchsplanung eine gewisse Unausgeglichenheit der Stichprobengrössen nicht vermeiden. 1979 setzte ich daher nochmals gut dreissig Versuche an, von denen aber nur drei gelangen und die anderen dem trockenen Wetter zum Opfer fielen.

Die experimentellen Hybride wachsen nun heran und werden im Frühjahr 1980 erstmals karyologisch untersucht werden können. Es besteht die Absicht, mit ihnen weitere Kreuzungen durchzuführen.

6.2.1. Samenansatz in Kreuzungsversuchen

In Tabelle 6.2.1. ist jede individuelle Kreuzung und der daraus resultierende Samenansatz aufgeführt. Alle Kombinationen zwischen reinen Arten, mit Ausnahme derjenigen mit C. "flavella" als einem Elternteil, setzten regelmässig bis zu mehr als 50 % Samen an. Wie bereits im Kapitel 3.2. festgestellt wurde, darf das unter den Versuchsbedingungen als normal hoher Samenansatz bezeichnet werden. Reziproke Kreuzungen liegen nur für das Paar C. flava/C. serotina vor. Wenn Unterschiede im Samenansatz zwischen reziproken Kreuzungen bei C. flava s.l. vorkommen, so sind sie sicher kleiner als die von Faulkner (1973) bei der C.-Sektion Acutae gefundenen.

Tabelle 6.2.1.: Samenansatz im Versuchsgarten gekreuzter C. flava s.l. - Sprosse

Kreuzung		Herkunft		Samenansatz in %
♀	♂	♀	♂	
<u>C. flava</u> x <u>C. flava</u>		Schötz	Amriswil 2	84
<u>C. flava</u> x <u>C. lepidocarpa</u>		Menzingen	Breil 1	98
<u>C. flava</u> x <u>C. demissa</u>		Rüte 2	Mels 2	38
		Nussbaumen	Mels 1	34
		Filzbach 2	Mels 1	84
		Valganna	Mels 2	60
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u>		Schötz	Erlach 2	76
		Burgäschi	Wetzikon	50
		Nussbaumen	Erlach 2	78
		Filzbach 2	Kreuzlingen 2	60
		Filzbach 2	Wetzikon	72
		Filzbach 2	Erlach 2	66
<u>C. flava</u> x <u>C. flava</u> x (<u>C. lepidocarpa</u> x ?)		Schötz	Lauterbrunnen 1	0
		Burgäschi	Lauterbrunnen 1	0
<u>C. flava</u> x <u>C. lepidocarpa</u> x (<u>C. serotina</u> x ?)		Zürich	Breil 2	0
<u>C. flava</u> x <u>C. lepidocarpa</u> x (? x ?)		Regensdorf	Disentis	0
<u>C. "flavella"</u> x <u>C. flava</u>		Lauterbrunnen 3	Rüte 2	4
<u>C. serotina</u> x <u>C. flava</u>		Disentis	Rüte 2	21
		Wetzikon	Amriswil 2	94
		Wetzikon	Amriswil 2	40
<u>C. serotina</u> x <u>C. lepidocarpa</u>		Wetzikon	Breil 1	32
		Wetzikon	Filzbach 1	36
		Kreuzlingen 2	Filzbach 1	77
		Kreuzlingen 2	Filzbach 1	93
		Casiano	Filzbach 1	60
<u>C. serotina</u> x <u>C. demissa</u>		Wetzikon	Mels 1	68
		Casiano	Mels 1	28
<u>C. serotina</u> x <u>C. serotina</u>		Kreuzlingen 2	Benken 1	58
<u>C. serotina</u> x <u>C. lepidocarpa</u> x (<u>C. serotina</u> x ?)		Kreuzlingen 2	Breil 2	64

Tabelle 6.2.1.: Fortsetzung

Kreuzung		Herkunft		Samenansatz in %
♀	♂	♀	♂	
<u>C. serotina</u> x <u>C. lepidocarpa</u> x (? x ?)				
		Erlach 1	Disentis	36
		Erlach 1	Disentis	90
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> x <u>C. flava</u>				
		Benken 1	Filzbach 2	0
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> x <u>C. lepidocarpa</u>				
		Kreuzlingen	Filzbach 1	0
		Benken 1	Filzbach 1	0
		Benken 1	Filzbach 1	0
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> x <u>C. serotina</u>				
		Benken 1	Erlach 1	0
		Benken 1	Erlach 1	0
		Benken 2	Erlach 2	0
<u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> x <u>C. lepidocarpa</u> x (? x ?)				
		Kreuzlingen	Disentis	0
<u>C. flava</u> x (C. flava x C. lepidocarpa) x <u>C. serotina</u>				
		Filzbach 1	Erlach 2	30
<u>C. flava</u> x (C. flava x ?) x <u>C. flava</u>				
		Kaltbrunn	Amriswil 2	0
		Kaltbrunn	Nussbaumen	0
		Kaltbrunn	Filzbach 2	0
<u>C. flava</u> x (C. flava x ?) x <u>C. lepidocarpa</u>				
		Kaltbrunn	Filzbach 1	0
<u>C. flava</u> x (C. flava x ?) x <u>C. demissa</u>				
		Kaltbrunn	Mels 1	0
<u>C. flava</u> x (C. flava x ?) x <u>C. serotina</u>				
		Kaltbrunn	Kreuzlingen 2	0
<u>C. lepidocarpa</u> x (C. flava x ?) x <u>C. lepidocarpa</u> x (? x ?)				
		Breil 1	Disentis	24

Kreuzungen mit F1-Bastarden oder den kryptischen Rückkreuzungen von "Kaltbrunn" als einem Elternteil ergaben keine Samen. Anders verhält es sich, wenn die übrigen Rückkreuzungen als Eltern verwendet werden. Kreuzungen derselben mit C. serotina als Mutterpflanze lieferten normal hohen, die einzige reziproke Kreuzung unterdurchschnittlich hohen Samenansatz. Auch die Kombination von zwei solchen Rückkreuzungen war unterdurchschnittlich erfolgreich. Gar keine Samen wurden einzig bei den Kreuzungen von Rückkreuzungen mit C. flava (als Mutterpflanze) angesetzt. Nicht alle diese Ergebnisse können relevant sein. Wie im letzten Kapitel dargelegt wurde, sind an natürlichen Standorten Rückkreuzungen mit C. serotina viel seltener als solche mit C. flava. Zusammenfassend kann jedoch gesagt werden, dass die experimentell erzeugten Samenansätze die Resultate des letzten Kapitels bestätigen.

6.2.2. Entwicklung der experimentellen Hybriden

In Tabelle 3.4.6. (Kap. 3.4.) sind die Keimraten der künstlichen Kreuzungsprodukte zusammengestellt. In der Diskussion dazu deutete ich die Möglichkeit an, dass Hybride durchschnittlich schlechter keimen könnten als reine Arten. Die einmal gekeimten entwickeln sich aber normal, und man darf erwarten, dass sie im kommenden Frühjahr (1980) auch blühen werden.

Schlussdiskussion: r-Selektion und Rassenbildung bei C. flava s.l.

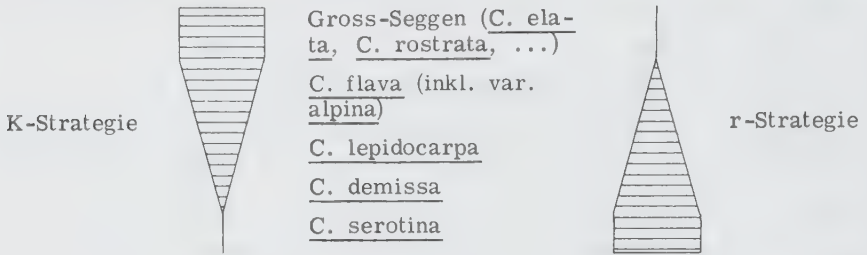
Die Theorie der K- und r-Selektion besagt, dass sich Arten auf langlebige Habitate einerseits oder auf kurzlebige andererseits spezialisieren können. Im ersten Falle handelt es sich um K-Strategen. Ihre Eigenschaften sind Konkurrenzstärke und die Fähigkeit, ein Areal zu besetzen und zu halten. r-Strategen sind durch eine hohe Rate des Populationswachstums gekennzeichnet, können dagegen auf die Eigenschaft der Konkurrenzstärke verzichten. Es sind Pioniere.

Die meisten Seggenarten wachsen an feuchten Standorten. In Verlandungsgesellschaften der nördlichen gemässigten Klimazone sind oft grosswüchsige Seggen (Gross-Seggen) bestandbildend. C. flava s.l. als kleinwüchsige Segge braucht offene Biotope. Die bestandbildenden Seggen sind K-Strategen, C. flava s.l. ist ein r-Strategie. Welche biologischen Unterschiede bestehen zwischen den beiden?

In der Literatur werden die Populationen der Gross-Seggen aus den Sektionen Acutae und Vesicariae charakterisiert durch hohe, konstante Dichte, intensive vegetative Vermehrung und wenige zum Blühen kommende Sprosse. In den grossen alten Klonen ist wegen Selbstinkompatibilität der Samenansatz oft stark reduziert und Keimlinge werden nie gefunden.

Für C. flava s.l. haben keine dieser Beobachtungen Gültigkeit. Sie ist konkurrenzschwach, wächst in kleinen Populationen schwankender Ausdehnung und Dichte und besetzt ihr Areal kaum je vollständig. Dafür kann sie neue Standorte rasch besiedeln. Vegetative und sexuelle Vermehrung sind intensiv, die meisten Sprosse beschliessen ihren Lebenszyklus mit der Bildung von Früchten und zeigen dank Autogamie einen hohen Samenansatz. Keimlinge werden häufig und in grosser Zahl gefunden. Die Individualentwicklung ist verkürzt, und die Stöcke werden nicht alt und bleiben klein. Alle Eigenschaften sind innerhalb der Gruppe C. flava s.l. in reinster Form bei C. serotina zu finden. Sie ist eine erfolgreiche Pionierpflanze. C. flava und ihr Oekotyp var. alpina können nicht auf extremen Pionierstandorten wachsen, sind aber konkurrenzstark genug, geringen Wettbewerb zu ertragen. Eine Zwischenstellung nehmen C. lepidocarpa und C. demissa ein.

Die aufgeführten und weitere Beobachtungen stimmen überraschend gut mit der Theorie überein. Die Gross-Seggen verfügen über alle Eigenschaften, die ein K-Strategie haben muss. C. flava zeigt sie nur noch in abgeschwächtem Masse und bei C. serotina fehlen sie ganz. Dafür hat C. flava einen Teil der Merkmalsausrüstung eines r-Strategen und C. serotina die vollständige. Innerhalb der Gattung Carex findet man also ein schönes Beispiel des Uebergangs von K-Strategie zu r-Strategie, der etwa folgendermassen dargestellt werden könnte:

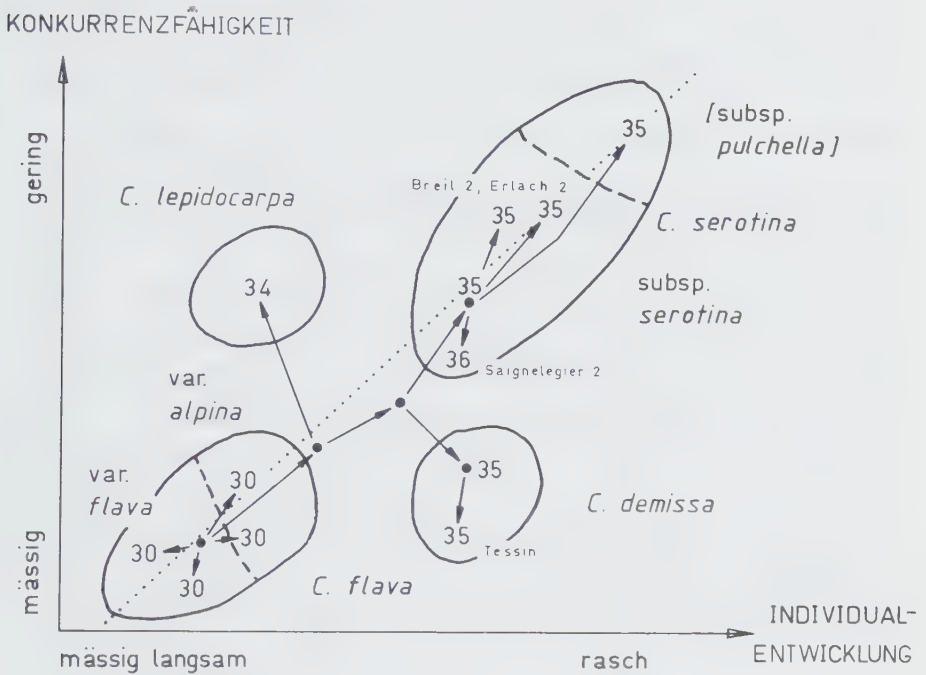


Es ist zu erwarten, dass die speziellen populationsbiologischen Eigenschaften eine Auswirkung auf die Variabilitätsmuster der Arten haben. Dies trifft für C. flava s.l. tatsächlich zu. Parallel mit dem Gradienten zunehmender r-Strategie nimmt die driftbedingte und damit allgemein die genetisch bedingte Variabilität zwischen Populationen zu, die genetisch bedingte in Populationen ab und steigt die evolutive Divergenz. Bei Gross-Seggen müsste man demgegenüber eine grosse Variabilität innerhalb und eine kleine zwischen Populationen finden. Im karyologischen Bereich zeigen die Arten der C. flava s.l. eine viel stärkere eu-diploide Variabilität als zum Beispiel Arten der C.-Sektion Acutae (Gross-Seggen), und strukturelle Chromosomenveränderungen laufen schneller ab.

Die unterschiedliche r-Selektion innerhalb der C. flava-Gruppe und karyologische Befunde ermöglichen eine Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen Entwicklung der einzelnen Arten (Abb. Z.1.):

Allgemein nimmt man an, dass Carex-Arten mit niedrigen Chromosomenzahlen ursprünglich und solche mit hohen Chromosomenzahlen abgeleitet sind. Dafür sprechen mehrere Gründe. Schwieriger ist die Ansicht zu begründen, die r-Strategie bei C. flava s.l. sei ein abgeleitetes Merkmal.

Abbildung Z.1.: Mögliche stammesgeschichtliche Entwicklungen innerhalb der Artengruppe C. flava s.l.



Nummern in Kreisflächen = haploide Chromosomenzahlen

..... = theoretische Gerade "direkter" r-Selektion

Als guter Hinweis lässt sich die Neotenie anführen. Unter dem Einfluss der r-Selektion spezialisierten sich Taxa auf rasche Individualentwicklung und kurzen Lebenszyklus und wurden dadurch neoten. Gleichzeitig verloren sie die Konkurrenzfähigkeit. Erhöhung der Chromosomenzahl, zunehmende r- und abnehmende K-Strategie führen von C. flava zu C. serotina. Im entsprechenden Koordinatensystem mit den Achsen Individualentwicklung (zunehmend rascher, Uebernahme der r-Strategie) und Konkurrenzfähigkeit (abnehmend, Verlust der K-Strategie) ergibt sich eine Gerade von links unten nach rechts oben (Abb. Z.1.). Da hierbei Verlust der K-Strategie und Uebernahme der r-Strategie gekoppelt sind, könnte man dies als "direkte" r-Selektion bezeichnen. C. lepidocarpa und C. demissa liegen nicht auf der

theoretischen Geraden. Verlust der K-Strategie und Uebergang zur r-Strategie sind also in der Artengruppe nur teilweise gekoppelte Vorgänge. Während ein langes Beibehalten der Konkurrenzfähigkeit höchstens von Vorteil sein kann (C. demissa), ist das Umgekehrte, nämlich die zu rasche Aufgabe der Konkurrenzfähigkeit, sicher ein selektiver Nachteil, der sich indessen nicht katastrophal für die Art auswirken muss (C. lepidocarpa).

Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Resultate zeigen erstaunlich viele Uebereinstimmungen mit dem Konzept der K- und r-Selektion. Es gibt Anhaltspunkte dafür, dass andere Carex-Arten, nebst den erwähnten der Sektionen Acutae und Vesicariae, im gleichen Lichte gesehen werden könnten. Ein gutes Beispiel ist die von Handel untersuchte Art C. pedunculata. Sie gelangt durch Ameisen auf Baumstrünke, wo sie sich ohne Konkurrenz als r-Strategie besonders rasch entwickeln kann. Sicher wäre es lohnend, weitere Carex-Arten unter dem Gesichtspunkt von K- und r-Selektion zu untersuchen, etwa die in Buchenwäldern faziesbildende C. pilosa Scop. (K-Strategie) oder die auf trockengefallenen Teichböden wachsende C. bohemica Schreb. (r-Strategie). Vielleicht würde dies auch zu einem umfassenderen Verständnis der evolutiven Vorgänge in der Gattung beitragen.

Zusammenfassung

Carex flava s.l. in der Schweiz wurde biosystematisch untersucht. Die Artengruppe ist ein gutes Beispiel für die Theorie der r-Selektion innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises (S. 347-350).

1. In der Schweiz ist C. flava s.l. durch fünf Taxa vertreten: C. flava var. flava, C. flava var. alpina, C. lepidocarpa, C. demissa und C. serotina subsp. serotina. (C. serotina subsp. pulchella fehlt in der Schweiz, C. lepidocarpa ist selten.)

2. Die vier Arten sind grössen- und formverschieden. Unter Verwendung vieler Merkmale können mit mathematischen Verfahren bis zu mehr als 95 % aller Individuen bestimmt werden. Die Bestimmung mit konventionellen Methoden ist problematisch. Einige bekannte Merkmale sind unbrauchbar (z.B. die Stiellänge männlicher Aehrchen). Ein verbesserter Schlüssel wird gegeben (S. 40).

3. C. flava bildet eine Höhenstufen-Topocline. Gebirgsrassen können als C. flava var. alpina, aber nicht als C. flavella bezeichnet werden.

4. Einige C. serotina-Populationen und die südlich der Alpen gelegenen C. demissa-Populationen weichen im Aussehen (und in einem Fall auch in der haploiden Chromosomenzahl) von den übrigen Populationen der betreffenden Arten deutlich ab.

5. Alle Arten ausser C. demissa und C. serotina unterscheiden sich in ihren haploiden Chromosomenzahlen. Eu-diploide Variabilität innerhalb von Populationen und Individuen ist häufig und könnte darauf hindeuten, dass kryptische Rückkreuzungen vorkommen. Aneuploide Variabilität, die nicht zu verschiedenen eu-diploiden Zuständen führt, spielt eine untergeordnete Rolle. Folgende Zahlen wurden bestimmt: C. flava var. flava $n = 30, 31$, C. flava var. alpina $n = 30, 31$, C. lepidocarpa $n = 34$, C. demissa $n = 34, 35$, C. serotina $n = 34, 35, 36$.

6. Der Lebenszyklus der Pflanzen in Natur und in Kultur wird beschrieben: Fast alle Sprosse produzieren entweder im ersten oder im zweiten Jahr Früchte und sterben nachher ab. C. flava (var. flava) zeigt ein intensives

postflorales Stengelwachstum im Zusammenhang mit Selbstverbreitung: Zur Fruchtzeit neigen die verlängerten Stengel radial nach aussen und lassen die Fruchtschläuche zu Boden fallen. C. demissa und C. serotina haben einen verkürzten Sprosslebenszyklus und können darum mehr als eine Sprossgeneration pro Jahr durchlaufen.

Der hohe Samenansatz (um 90 %) beruht zu etwa gleichen Teilen auf Allogamie und Autogamie. Allogamie wird durch Protogynie gefördert, aber durch geringe Pollenmobilität eingeschränkt. Bestäubung zwischen verschiedenen Arten kommt vor. Apomixis konnte nicht nachgewiesen werden.

Sexuelle und vegetative Vermehrung spielen eine grosse Rolle. Folgende Verbreitungsmechanismen wurden gefunden: Selbstverbreitung (vor allem C. flava var. flava), Wasserverbreitung, Windroller (C. serotina), Epizoochorie, Endozoochorie.

Die Samen zeigen eine ca. 9-monatige Keimruhe, während der Lipoide in Stärke umgewandelt werden. Keimung unterliegt der Kontrolle durch Wechseltemperaturen. C. serotina braucht grössere Temperaturunterschiede und höhere Tagtemperaturen als C. flava. Bei allen Arten fällt das Keimungsmaximum in den Sommer.

Ein einziger Keimling kann innerhalb eines Jahres einen neuen Stock bilden. Von den vielen Keimlingen, die in Natur gefunden werden, gelingt das nur wenigen; meist bleiben sie klein und werden früher oder später von Tieren ausgerissen oder losgeschwemmt. Die intraspezifische Keimlingskonkurrenz ist in Kultur grösser als die interspezifische. C. demissa und C. serotina erreichen nach der Keimung schneller hohe sexuelle Reproduktionsraten als die andern Arten.

Die schmalblättrigen C. lepidocarpa und C. serotina wachsen in Natur und in Kultur dichter als die breitblättrigen C. flava und C. demissa. C. serotina-Populationen zeigen grosse jahreszeitliche Dichteschwankungen und über Jahre betrachtet starke flächenmässige Wechsel. C. flava bildet in Grösse und Dichte ausgeglichene Bestände.

Als einziger Parasit konnte die Gallmücke Wachtliella riparia auf C. flava (var. flava) nachgewiesen werden.

7. Die untersuchten Arten unterscheiden sich in Standortsbedürfnissen und Synökologie:

C. flava wächst an Standorten mit regelmässiger Wasserversorgung und ohne Tritt. Sie ist konkurrenzstärker als die andern Arten. C. lepidocarpa erträgt ebenfalls keinen Tritt und wächst nur auf kalkreichen Böden. Sie ist wie C. serotina lichtbedürftig und konkurrenzschwach. C. demissa meidet grosse Feuchtigkeit, wächst nur auf sauren Böden, aber auch an leicht schattigen Orten und unter Tritt. C. serotina ist trittfest, erträgt Ueber-schwemmung und Austrocknung, ist jedoch als Pionierpflanze auf lückige Vegetation angewiesen. Sie ist die wärmeliebendste Art der Gruppe.

8. Morphologie und Anatomie wurden ausführlich statistisch untersucht. Es wurden Kultivierungs- und Verpflanzungsexperimente vorgenommen.

Die Variabilität ist weitgehend genetisch bedingt. Charakteristisch für C. flava s.l. ist die grosse Variabilität zwischen und die (relativ) kleine Variabilität in Populationen. Während Artunterschiede im vegetativen Bereich adaptiv sind, müssen die vergleichsweise grösseren im Blühbereich driftbedingt sein. Die Bedeutung der genetischen Zufallsdrift steigt von C. flava über C. lepidocarpa und C. demissa zu C. serotina. Die Gründe dafür sind zunehmende Isolation zwischen Populationen und abnehmende Populationsgrösse (räumlich und zeitlich) und Generationendauer. Die Verkürzung der Generationendauer wird durch Neotenie erreicht und unterliegt der r-Selektion.

Die Variabilitätsmuster werden in populationsbiologischer Hinsicht diskutiert (S. 271-275).

9. Natürliche F1-Bastarde und Rückkreuzungen wurden ökologisch, morphologisch und karyologisch untersucht. F1-Bastarde und Rückkreuzungen wurden auch experimentell erzeugt.

Trotz der Regelmässigkeit, mit der Hybride gefunden werden, sind die umweltkontrollierten prä- und postzygotischen Isolationsmechanismen ausreichend für die Reinerhaltung der Arten. Zudem haben Hybride gestörte Meiosen und eine reduzierte Fertilität. Je näher sich Rückkreuzungen einem Art-Elter nähern, desto weniger zeigen sie solche Störungen. Möglicher-

weise bestehen mehrere C. flava-Populationen vorwiegend aus stabilisierten Rückkreuzungen.

Es konnten C. flava-Rückkreuzungen mit C. hostiana- und mit C. distans-Einfluss nachgewiesen werden.

LITERATURVERZEICHNIS

- Amen, R. D. & Bonde, E. K., 1964: Dormancy and germination in alpine Carex from the Colorado Front Range. *Ecology* 45, 881-884.
- Anderson, E., 1949: Introgressive hybridization. New York: Wiley & Sons.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C., 1978: Seasonal changes in the germination response of Cyperus inflexus seeds to temperature and their ecological significance. *Bot. Gaz.* 139, 231-235.
- Benzécri, J. P., 1973: L'analyse des données. I La taxinomie. II L'analyse des correspondances. Paris: Dunod.
- Bernard, J. M., 1975: The life history of shoots of Carex lacustris. *Can. J. Bot.* 53, 256-260.
- 1977: The life history and population dynamics of shoots of Carex rostrata. *J. Ecol.* 64, 1045-1048.
- Bock, H. H., 1974: Automatische Klassifikation. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht.
- Brown, M. B. & Forsythe, A. B., 1974: The small sample behavior of some statistics which test the equality of several means. *Technometrics* 16, 129-132.
- Burckhardt, D., 1964: Fulica atra Linnaeus. In: Glutz von Blotzheim, U. N.: Die Brutvögel der Schweiz, 265-267. Aarau: Aargauer Tagblatt.
- Clifford, H. T. & Williams, W. T., 1973: Classification dendrograms and their interpretation. *Aust. J. Bot.* 21, 151-162.
- Clymo, R., 1962: An experimental approach to part of the calicole problem. *J. Ecol.* 50, 707-731.
- Cook, C. D. K., 1962: Sparganium erectum L. *J. Ecol.* 50, 247-255.
- Costello, D. F., 1936: Tussock meadows in southeastern Wisconsin. *Bot. Gaz.* 97, 610-647.
- Crétin, C. & Bidault, M., 1974: Cytologie et biosystématique de Carex groupe flava L. s.l. *Compt. Rend. Soc. Biol. Paris* 168, 466-470.
- Crow, J. F. & Kimura, M., 1970: An introduction to population genetics theory. New York: Harper & Row.
- Davies, E. W., 1953 a: An experimental taxonomic study of some species of Carex, with special reference to the C. flava aggregate. London: Ph. D. Thesis, Univ. London.
- 1953 b: Notes on Carex flava and its allies: I A sedge new to the British Isles. II Carex lepidocarpa in the British Isles. III The taxonomy and morphology of the British representatives. IV Geographic distribution. *Watsonia* 3, 66-84.
- 1955: The cytogenetics of Carex flava and its allies. *Watsonia* 3, 129-137.

- Davies, E. W., 1956 a: Cytology, evolution and origin of the aneuploid series in the genus Carex. Hereditas 42, 349-365.
- 1956 b: The ecology and distribution of Carex flava and its allies in the British Isles. Bot. Not. 109, 50-74.
- Dietrich, W., 1964: Carex flavella Krecz. und der Bastard mit C. demissa Hornem. Ber. Bayer. Bot. Ges. 37, 101-103.
- 1967: Die Zytotaxonomie der Carex-Sektion Frigidae in Europa. Feddes Repert. 75, 1-42.
- Dixon, W. J., 1975: BMDP. Biomedical computer programs. Los Angeles: Univ. of California Press.
- & Brown, M. B., 1977: BMDP-77. Biomedical computer programs. P-series. Berkeley, Los Angeles & London: Univ. of California Press.
- Dzwonko, Z., 1977: The use of numerical classification in phytosociology. Fragm. Flor. Geobot. 23, 327-339.
- Eades, D. C., 1965: The inappropriateness of the correlation coefficient as a measure of taxonomic resemblance. Systematic Zool. 14, 98-100.
- Ellenberg, H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart: Ulmer.
- 1974: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobot. 9, 1-97.
- Eller, B. und Mitarbeiter, 1974: Praktikum Oekophysiologie. Zürich: Inst. f. allg. Bot. Univ. Zürich.
- Fagerström, L., 1967: Studien an der Carex-Sektion Extensae Fries. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 79, 1-14.
- Faulkner, J. S., 1970: Experimental studies in Carex section Acutae. Oxford: Ph. D. Thesis, Univ. Oxford.
- 1972: Chromosome studies on Carex section Acutae in north-west Europe. Bot. J. Linn. Soc. 65, 271-301.
- 1973: Experimental hybridisation of north-west European species in Carex section Acutae (Cyperaceae). Bot. J. Linn. Soc. 67, 233-253.
- Fossati, A., 1976: Die Keimung der Gebirgspflanzen. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH Zürich. Zusammenfassung in: Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 44 (1977), 35-36.
- Frane, J. W. & Hill, M., 1976: Factor analysis as a tool for data analysis. Commun. Statist.-Theor. Meth. A5, 487-506.
- Gower, J. C., 1966: Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. Biometrika 53, 325-338.
- 1967: Multivariate analysis and multi-dimensional geometry. Statisticalian 17, 13-28.
- Handel, S. N., 1976: Dispersal ecology of Carex pedunculata (Cyperaceae), a new North American myrmecochore. Amer. J. Bot. 63, 1071-1079.
- 1978: The competitive relationship of three woodland sedges and its

- bearing on the evolution of ant-dispersal of Carex pedunculata. Evolution 32, 151-163.
- Hartigan, J. A., 1972: Direct clustering of a data matrix. J. Amer. Statist. Assoc. 67, 123-129.
- Hauri, R., 1964: Anas platyrhynchos Linnaeus. In: Glutz von Blotzheim, U. N.: Die Brutvögel der Schweiz, 187-189. Aarau: Aargauer Tagblatt.
- Heilborn, O., 1924: Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus Carex. Hereditas 5, 129-216.
- 1939: Chromosome studies in Cyperaceae. III-IV. Hereditas 25, 224-240.
- Hess, D., 1972: Pflanzenphysiologie. Stuttgart: Ulmer.
- Hess, H. E., Landolt, E. & Hirzel, R., 1967: Flora der Schweiz. Bd. 1: Pteridophyta bis Caryophyllaceae. Basel & Stuttgart: Birkhäuser.
- Jermy, A. C. & Tutin, T. G., 1968: British sedges. London: Bot. Soc. Br. Isles.
- Johnson, W. M., 1966: Vegetative apomixis in Carex. J. Range Management 19, 305-306.
- Ketola, J., 1978: A comparison of some features of SAS 76.5, SPSS and BMDP (part 2). Perspective February. Zitiert nach: Uelinger, H.-M., 1979: SAS - Statistical Analysis System. RZU Aktuell 28, 10-13.
- Kimura, M., 1979: The neutral theory of molecular evolution. Sci. Amer. 241, 94-104.
- Knapp, R., 1971: Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart: Ulmer.
- Krähenbühl, W., 1980: ... Zürich: Diss. Univ. Zürich.
- Krattinger, K., 1975: Genetic mobility in Typha. Aquat. Bot. 1, 57-70.
- Krebs, C. J., 1972: Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. New York u.a.: Harper & Row.
- Kükenthal, G., 1909: Cyperaceae-Caricoideae. In: Engler, A.: Das Pflanzenreich 4 (20). Leipzig: Engelmann.
- Lawley, D. N. & Maxwell, A. E., 1971: Factor analysis as a statistical method. 2. Aufl. New York: American Elsevier.
- Le Cohu, M.-C., 1967: Recherches taxinomiques sur les Carex du massif Armoricaïn. Bot. Rhedonica, sér. A 3, 1-214.
- Leuschner, D., 1974: Einführung in die numerische Taxonomie. Jena: Fischer.
- Lewis, K. R. & John, B., 1961: Hybridization in a wild population of E-leocharis palustris. Chromosoma 12, 433-448.
- Löve, A., 1972: IOPB chromosome number reports 36. Taxon 21, 333-346.
- & Löve, D., 1956: Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Hor. Gotoburg 20, 65-290.

- Löve, A. & Löve, D., 1974: Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Lehre: Cramer.
- & Raymond, M., 1957: Cytotaxonomy of Carex section Capillares. Can. J. Bot. 35, 715-761.
- Ludwig, W., 1955: Carex demissa Hornem., eine verkannte Seggenart aus der Flava-Gruppe. Hess. flor. Briefe 4, 2-4.
- Mayr, E., 1963: Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Belknap Press, Harvard Univ. Press.
- Metcalfe, C. R., 1971: Anatomy of the Monocotyledons. V Cyperaceae. Oxford: Univ. Press.
- Moore, R. J. & Calder, J. A., 1964: Some chromosome numbers of Carex species of Canada and Alaska. Can. J. Bot. 42, 1387-1391.
- Nannfeldt, J. A., 1979: Anthracoidea (Ustilaginales) on nordic Cyperaceae -Caricoideae, a concluding synopsis. Taxonomic studies on the ovaricolous species of Cintractia on Swedish Caricoideae 4. Symb. Bot. Upsal. 22 (3).
- Nelmes, E., 1949: Carex flava L. and its allies. In: Wilmott, A. J.: British flowering plants and modern systematic methods, 85. London: Taylor & Francis.
- Okuno, S., 1940: On the chromosome numbers in the genus Carex. Jap. J. Gen. 16, 164-170.
- Onyekwelu, S. S. C., 1972: The vegetation of dune slacks at Newborough Warren. II Pattern of Carex serotina, Leontodon taraxacoides and Salix repens. J. Ecol. 60, 899-905.
- Palmgren, A., 1959: Carex-gruppen Fulvella Fr. i Fennoskandien. I. Flora Fenn. 2.
- 1966: Carex, sect. Extensae Fr. In: Hylander, N.: Nordisk Kärnväxtflora omfattande Sveriges, Norges, Danmarks, Oestfennoskandias, Islands och Färöarnas kärnkryptogamer och fanerogamer. II, 153-172. Stockholm: Almqvist & Wiksell.
- Patzke, E. & Podlech, D., 1960: Die Verbreitung der Carex flava-Gruppe im nördlichen Rheingebiet. Decheniana 113, 265-273.
- Podlech, D. & Patzke, E., 1960: Bestimmungsschlüssel für die Carex flava-Gruppe in Bayern. Ber. Bayer. Bot. Ges. 33, 106.
- Rath, S. P. & Patnaik, S. N., 1978: Cytological studies in Cyperaceae with special reference to its taxonomy. II. Cytologia 43, 643-653.
- Rempe, H., 1937: Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch die Luftströmungen. Planta 27, 93-147.
- Reznicek, A. A., 1978: The taxonomy of the Stellulatae group of Carex in North America. Toronto: Ph. D. Thesis, Univ. Toronto.
- Rohlf, F. J., 1968: Stereograms in numerical taxonomy. Systematic Zool. 17, 246-255.
- Rothmaler, W., 1970: Exkursionsflora von Deutschland. IV: Kritischer Er-

gänzungsband Gefäßpflanzen. Berlin: Volk und Wissen.

- Schmid, B., 1976: Floristische Untersuchungen im "Neuweiher" bei Kreuzlingen. Mitt. Thurg. Naturf. Ges. 41, 24-48.
- 1979: Floristische Gruppierung von Standorten einer Seggenart (Carex flava s.l.). - Variabilitätsuntersuchungen an der Segge Carex flava s.l. In: Der Einsatz des Computersystems 1978, 4-5. Zürich: Inst. f. Informatik Univ. Zürich.
- Schultze-Motel, W., 1977: Ordnung Cyperales. In: Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 3. Aufl. Bd.2, Teil 1, Lieferung 4, 343-351. Berlin & Hamburg: Parey.
- Senay, P., 1950-51: Le groupe de Carex flava et C. oederi. Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), sér. 2 22/23, 618-624, 790-796/146-152.
- Sharma, O. P. & Dhingra, H. K., 1971: Abnormal position of silica cells in the Cyperaceae. Curr. Sci. 40, 525-526.
- Shepherd, G. J., 1975: Experimental taxonomy in the genus Carex section Vesicariae. Edinburgh: Ph. D. Thesis, Univ. Edinburgh.
- Small, E., Jul, P. Y. & Lefkovitch, L. P., 1976: A numerical taxonomic analysis of Cannabis with special reference to species delimitation. Syst. Bot. 1, 67-84.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R., 1973: Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman.
- Souèges, R., 1933: Recherches sur l' embryogénie des Joncacées. Bull. Soc. Bot. Fr. 80, 51-69.
- Sperlich, D., 1973: Populationsgenetik. Stuttgart: Fischer.
- Steyermark, J. A., 1963: Flora of Missouri. Ames, Iowa: Iowa St. Univ. Press.
- Tanaka, N., 1940: Chromosome studies in Cyperaceae. VIII Meiosis in diploid and tetraploid forms of Carex siderosticta Hance. Cytologia 11, 282-310.
- Taylor, F. J., 1956: Carex flacca Schreb. J. Ecol. 44, 281-290.
- Tischler, G., 1950: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. S. Gravenhage: Junk.
- Turesson, G., 1922: The species and the variety as ecological units. Hereditas 3, 100-113.
- Villiers, T. A., 1973: Ageing and the longevity of seeds in field conditions. In: Heydecker, W.: Seed ecology, 265-288. London: Butterworths.
- Vlaming de, V. & Proctor, V. W., 1968: Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive Killdeer and Mallard Ducks. Amer. J. Bot. 55, 20-26.
- Wahl, H. A., 1940: Chromosome numbers and meiosis in the genus Carex. Amer. J. Bot. 27, 458-470.

- Walter, H., 1970: Vegetationszonen und Klima. Stuttgart: Ulmer.
- Wiinstedt, K., 1936: Carex Oederi coll. Bot. Tidsskr. 43, 504-506.
- 1945: Cyperaceernes Udbredelse i Danmark. II Caricoideae. Bot. Tidsskr. 47, 143-244.
- 1947: Bidrag til Polymorfien hos den tidligere som Carex Oederi Retz. kente Art. Bot. Tidsskr. 48, 192-206.
- Wilson, E. O. & Bossert, W. H., 1973: Einführung in die Populationsbiologie. Berlin & Heidelberg: Springer.
- Zajac, A., 1968: Carex serotina Mérat subsp. pulchella (Lönnr.) v. Ooststr. in Poland. Fragm. Flor. Geobot. 14, 205-209.

Curriculum vitae

von Bernhard Walter Schmid-Müller, geboren am 21. Oktober 1952 in Kreuzlingen TG, Bürger von MuttENZ BL und Schaffhausen.

In Kreuzlingen besuchte ich Primar- und Sekundarschule und von 1968 bis 1972 das Lehrerseminar. 1972 erwarb ich das Lehrerpapent. Unter der Leitung von Herrn Dr. P. Zimmermann entstand 1971/72 eine Arbeit über die Krautpflanzen des "Neuweiher" bei Kreuzlingen. Im Herbst 1972 begann ich meine Studien in Biologie an der Universität Zürich. Die Diplomarbeit führte ich unter der Leitung von Herrn Prof. C. D. K. Cook am Institut für systematische Botanik in den Jahren 1975 und 1976 aus. 1976 erlangte ich das Diplom für Botanik und das Diplom für das höhere Lehramt. Auch die Arbeiten an der Dissertation, von 1977 bis 1979, leitete Herr Prof. C. D. K. Cook.

Während der Studienzeit wirkte ich als Primarlehrer an verschiedenen Stellen im Kanton Thurgau und an den Kantonsschulen Sargans SG und Baden AG als Hilfslehrer, daneben war ich an der Universität als Kurs- und Halbassistent angestellt.

Ich besuchte Vorlesungen, Kurse und Praktika bei folgenden Professoren und Dozenten:

R. Bachofen, G. Bächli, E. Batschelet†, J. Biegert, H. J. Bosshard, H. Burla, P. S. Chen, C. Claude, C. D. K. Cook, B. Eller, P. Endress, C. H. Eugster, Th. Gasser, A. Gigon, M. Greuter, A. Guttmann, H. R. Hohl, H. Jungen, E. Jungen-Hauschteck, F. Klötzli, C. U. Kramer, St. Kubik, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, I. Mendoza-Heuer, R. Nöthiger, H. R. Oswald, D. Rast, H. Rieber, O. Rohweder, U. Pfluger, H. Schächpi, W. Scheffrahn, J. Schlittler, H. Schmid†, K. Schneider, F. Schwegler, B. Stüssi, P. Tardent, H. Wanner, R. Wehner, O. Woodtli, V. Ziswiler.

